UNIVERSITY OF ARIZONA LIBRARY
3 9001 04370 4942

LEHRBUCH
DER
PALÄOZOOLOGIE

VON

O. ABEL
O. Ö. PROFESSOR DER PALÄOBIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT WIEN

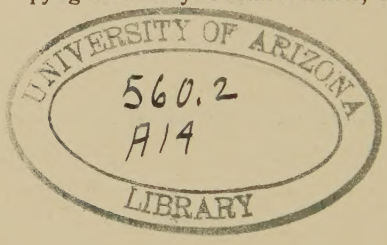
ZWEITE, ERWEITERTE AUFLAGE

MIT 700 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1924

Alle Rechte vorbehalten.

Copyright 1920 by Gustav Fischer, Publisher, Jena.



Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Printed in Germany

Vorwort zur ersten Auflage.

Die Paläozoologie oder die Erforschung der Tiere aus der Vorzeit der Erdgeschichte ist ein Teilgebiet der Zoologie und nicht der Geologie. In früherer Zeit hat die Erforschung der vorzeitlichen Tierreste als eine der Hauptaufgaben der Geologie gegolten; in der Tat hat der Geologe das größte Interesse daran, mit Hilfe der für die verschiedenen Formationen und Schichtgruppen bezeichnenden „Versteinerungen", der sogenannten „Leitfossilien", das relative Alter der Gesteine zu bestimmen, in denen die fossilen Tierreste begraben liegen. Dieses Interesse der Geologen an der Erforschung der zeitlichen Aufeinanderfolge der fossilen Tierreste war zur Zeit, da sich die Paläontologie auf eine wissenschaftliche Grundlage zu stellen begann, größer als das der Zoologen an den in der Regel nur unvollkommen erhaltenen Überresten der Tierwelt vergangener Erdzeitalter, da die Anfänge und der Ausbau der Paläontologie in das Ende des XVIII. und den Anfang des XIX. Jahrhunderts, also in eine Epoche fallen, in der die stammesgeschichtliche Erforschung der Tierwelt noch nicht in die Wege geleitet war.

Als jedoch mit dem Siegeslaufe der Abstammungslehre auch die fossilen Tierreste in ihrer Bedeutung als Dokumente der Stammesgeschichte erkannt wurden, erwachte auch im Kreise der Zoologen das bis dahin schlummernde Interesse an den Tierresten der Vorzeit. Allmählich begann man die Forschungsmethoden der Zoologie auf die fossilen Tiere zu übertragen und erzielte damit zunächst auf dem Gebiete der fossilen Wirbeltiere die ersten durchschlagenden Erfolge. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung der Naturwissenschaften im vergangenen Jahrhundert wurden immer weitere Gruppen der fossilen Tiere nach diesen Methoden, in erster Linie nach der vergleichend-anatomischen oder morphologischen Methode durchforscht und so Schritt für Schritt die Grundsteine zum Ausbau dieses großen Zweiges der Zoologie gelegt. Die stattliche Zahl der bis heute bekannten fossilen Arten — das erste Hunderttausend dürfte bereits überschritten sein — ist neben den durch den eigenartigen und meist unvollkommenen Erhaltungszustand bedingten und selbständig entwickelten Präparations- und Untersuchungsmethoden ein Hauptgrund dafür, daß die Paläozoologie heute als ein mehr oder weniger selbständiger Forschungszweig der Zoologie erscheint und daß von vielen Zoologen die fossilen Tiere sozusagen noch immer als Fremdkörper im Rahmen der Zoologie betrachtet werden.

Die Ziele der Paläozoologie bestehen vor allem in der Erforschung der Organisation und der stammesgeschichtlichen Stellung der fossilen Tiere sowie in der Aufhellung ihrer Beziehungen zur Umwelt. Dieser letzte Zweig der Paläozoologie, die Paläobiologie, bildet eine Brücke zur Geologie,

52181

soweit diese die Einwirkung der allgemeinen geologischen Verhältnisse auf die Tierwelt der Vorzeit berücksichtigt und sich bemüht, aus der Beschaffenheit und Zusammensetzung der vorzeitlichen Faunen Schlüsse auf lokale oder weiter ausgreifende Ereignisse aus der Vorzeit der Erdgeschichte zu ziehen. So bildet also die Paläobiologie eine Brücke zwischen Zoologie und Geologie, wie auch, freilich in geringerem Maße, die Biostratigraphie, die die fossilen Überreste im einzelnen und in ihrer Gesamtheit nach rein chronologischen Gesichtspunkten betrachtet, die für den Ausbau der auf die „Leitfossilien" sich stützenden Formationskunde maßgebend sind.

Soll ein Lehrbuch der Paläozoologie sowohl den Studierenden der Zoologie wie den der Geologie in die Kunde von der vorzeitlichen Tierwelt einführen, so wird dies im wesentlichen auf paläobiologischer Grundlage geschehen müssen, da sich hier die Kreise beider Wissenschaften schneiden. Die Achse der Darstellung muß freilich die vergleichend-anatomische Methode sein; außerdem ist die stammesgeschichtliche Bedeutung der fossilen Formen überall in den Vordergrund zu rücken. Dabei soll aber auch soweit als möglich die stratigraphische Bedeutung der fossilen Tierreste berücksichtigt werden.

Diese Erwägungen haben mich dazu bestimmt, den Versuch zu unternehmen, in dem für ein „Lehrbuch" gezogenen Rahmen sowohl für den Studierenden der Zoologie wie für den der Geologie die Grundlinien der Paläozoologie darzulegen. Mit Rücksicht auf den letzteren, der nicht immer genügende zoologische Vorbildung besitzt, mußten verschiedene rein anatomische und entwicklungsgeschichtliche Fragen, die dem ersteren geläufig sein müssen, in den Kreis der Besprechung einbezogen werden, um die stammesgeschichtlichen Darlegungen nicht teilweise unverständlich zu machen.

Die verschiedenen Stämme des Tierreiches sind durch keineswegs gleichwertige fossile Vertreter bekannt. Von vielen Stämmen, die in der geologischen Vorzeit zweifellos eine gleich große Rolle wie heute gespielt haben, liegen in Ermangelung fossilisationsfähiger Hartteile nur dürftige oder überhaupt keine Überreste vor, so daß sie vom paläozoologischen Standpunkte aus vernachlässigt werden dürfen. Andere Tiergruppen, wie z. B. die Gastropoden, haben zwar eine ungeheure Menge von Gehäusen oder Abdrücken und Steinkernen in den Gesteinen hinterlassen, aber die stammesgeschichtliche Bedeutung dieser vielgestaltigen Formenwelt ist nur gering. Aus diesem Grunde konnte z. B. die Besprechung gewisser Gruppen, unter denen auch die Korallen und Insekten zu nennen sind, kürzer gehalten und dadurch für die Besprechung wichtigerer Formenkreise, wie der Cephalopoden und Echinodermen, ein breiterer Raum geschaffen werden.

Dem Zwecke eines Lehrbuches entsprechend habe ich mich bemüht, möglichst der Gefahr aus dem Wege zu gehen, statt eines Lehrbuches entweder ein Bestimmungsbuch oder einen Fossilienkatalog zu schaffen. Von größter Wichtigkeit erschien mir, schon aus didaktischen Gründen, die Auswahl und Besprechung einzelner Beispiele von in stratigraphischer oder phylogenetischer Hinsicht bemerkenswerten Gattungen und Arten. So habe ich z. B. nach Erörterung allgemeiner Fragen über die Muscheln (Anatomie, Bau und Form der Schale, Nahrungsweise, Bewegungsart, Aufenthaltsort, Einzelleben und Kolonienbildung, Feinde, konvergente An-

passungen, Larvenleben, Systematik und Stammesgeschichte, Erhaltungszustand, geologische Verbreitung) nur acht Gattungen eingehender besprochen, deren Arten für den Geologen als „Leitfossilien" von Wichtigkeit sind. Eine Überfülle von Formen und Namen ist für den Anfänger nur verwirrend; ich habe dies soweit als möglich zu vermeiden getrachtet.

Daß aber die besprochenen Formen nur dann einen Begriffsinhalt für den Studierenden vermitteln können, wenn sie durch klare Abbildungen dargestellt erscheinen, bedarf keiner weiteren Begründung. Mein Verleger, Herr Gustav Fischer, ist meinen Wünschen für eine reiche und gute Illustrierung des Textes bereitwilligst entgegengekommen, wofür ihm der Studierende, der eine Einführung in die Paläozoologie sucht, gewiß großen Dank wissen wird.

Viele Freunde und Kollegen haben mich bei der Durchsicht der Korrekturen und der Herstellung von Abbildungen in zuvorkommendster Weise unterstützt. Ich schulde insbesondere meinen Freunden Prof. Dr. Fritz Drevermann in Frankfurt a. M. und Prof. Dr. Heinrich Joseph herzlichen Dank für ihre zahlreichen Ratschläge und Verbesserungen bei der Durchsicht der Korrekturen, Herrn Privatdozenten Dr. Rudolf Richter für die Durchsicht des Abschnittes über die Trilobiten, Herrn stud. phil. Kurt Ehrenberg für seine wertvolle Mithilfe bei der Korrektur, Herrn Prof. Paul Pfurtscheller für die liebenswürdige Anfertigung der Fig. 83 und Herrn Kustos Anton Handlirsch in Wien für die Überlassung dreier Originalrekonstruktionen fossiler Insekten. —

Lehrbücher pflegen dem Studierenden gegenüber meist den Standpunkt einzunehmen, als ob alle großen Fragen des betreffenden Forschungs- und Wissensgebietes schon gelöst wären. Das lähmt, wie ich aus eigener Erfahrung weiß, beim Anfänger vielfach den Wunsch und die Hoffnung, auch seinerseits einmal ein Scherflein zum Ausbau der Wissenschaft beitragen zu können. Ich wollte daher mit meinem „Lehrbuch der Paläozoologie" dem Anfänger einen solchen Führer in die Hand geben, wie ich ihn selbst seinerzeit gerne gehabt hätte; und diesen Gesichtspunkt habe ich im Verlauf der Darstellung des Stoffes nicht aus den Augen verloren. Möge dieses Buch demjenigen, der in das Gebiet der Paläozoologie einzudringen wünscht, vor allem die Freude an der Forschung wecken und in ihm die Erkenntnis reifen lassen, daß neben den „sichergestellten" Ergebnissen noch ein weites und dankbares Feld für zukünftige Arbeiten offenliegt.

O. Abel.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Obwohl erst 3 Jahre seit der Ausgabe der ersten Auflage verstrichen sind, so sind doch verschiedene Abänderungen und Ergänzungen für die zweite Auflage notwendig geworden. Diese Veränderungen betreffen in erster Linie die Abbildungen, die zum Teil zur besseren Illustrierung des Textes durch neue ersetzt, zum anderen Teil aber aus den in den letzten Jahren erschienenen Originalwerken entnommen wurden. Im ganzen sind 53 Abbildungen neu hinzu-

gekommen oder ersetzt worden. Zahlreiche wichtige, in den drei letzten Jahren erschienene Abhandlungen haben es jedoch auch notwendig gemacht, entsprechende Ergänzungen und Änderungen dem Texte einzufügen, obwohl es sich ja in dem vorliegenden Buche nicht um ein Handbuch, sondern um eine Einführung in die Paläozoologie handelt. Da jedoch auch für eine solche stets der Grundsatz aufrecht erhalten bleiben muß, nicht nur die ausgefahrenen Geleise, sondern soweit als möglich auch die letzten Stufen des wissenschaftlichen Entwicklungsganges dem Studierenden zur Kenntnis zu bringen, so konnten verschiedene gegenwärtig noch nicht zum Abschluß gebrachte Untersuchungen, wie z. B. die wichtigen Studien von D. M. S. Watson über die Bedeutung der embolomeren Stegocephalen für die Stammesgeschichte der höheren Vertebraten, nicht mit Stillschweigen übergangen werden.

Vielen Kollegen bin ich für ihre freundschaftlichen Ratschläge, die eine oder andere Tatsache, die in der ersten Auflage nur flüchtig gestreift war, in helleres Licht zu rücken und verschiedene Übersehen zu verbessern, zu aufrichtigem Danke verpflichtet; insbesondere Herrn Kollegen W. Deecke in Freiburg i. B. und Herrn Privatdozenten Dr. Kurt Ehrenberg in Wien, der mich auch diesmal beim Lesen der Korrekturen in dem Bemühen unterstützte, das Buch möglichst frei von Druckfehlern zu halten.

Freilich habe ich nicht allen Wünschen, die von verschiedenen Seiten nach dem Erscheinen der ersten Auflage geäußert worden sind, entsprechen können. Dies betrifft in erster Linie die Frage des Umfanges, der den einzelnen Tiergruppen gewidmet werden konnte. Da jedoch die geäußerten Meinungen sehr stark voneinander abwichen — dem einen waren die Wirbeltiere zu kurz, dem anderen zu ausführlich behandelt, der eine wünschte eine größere Zahl von Bivalven besprochen und die Echinodermen gekürzt, der dritte wünschte gerade auf dem Gebiete der Echinodermen eine Ausgestaltung der Darstellung der Seeigel u. s. f. —, so habe ich auch diesmal ungefähr an dem gleichen Rahmen festgehalten. Das Buch soll, wie ich nochmals ausdrücklich betonen will, kein Bestimmungsbuch und kein Handbuch sein, auch kein Katalog, und ich hoffe, daß es auch in Zukunft, wenn der rasche Fortschritt der paläozoologischen Forschung neue Erweiterungen oder durchgreifende Änderungen erfordert, seinen ihm in der ersten Auflage gesteckten Rahmen nicht sprengen wird.

O. Abel.

Inhaltsübersicht.

Allgemeine Paläozoologie. Seite

1. Die Möglichkeiten der Fossilwerdung von Tieren 1
2. Der Fossilisationsprozeß 6
3. Die Färbung der fossilen Reste 10
4. Die Zerstörung fossiler Reste 11
5. Fossilfunde auf sekundärer Lagerstätte 12
6. Lebensspuren vorzeitlicher Tiere 13
7. Gehäuftes und vereinzeltes Vorkommen fossiler Reste 14
8. Biologische Analyse der fossilen Faunen 15
9. Ermittlung der Lebensweise der vorzeitlichen Tiere 15
10. Die Rekonstruktion fossiler Tiere 17
11. Die vorzeitlichen Tiere als stammesgeschichtliche Dokumente 18
12. Die vorzeitlichen Tiere als tiergeographische Dokumente 25
13. Die vorzeitlichen Tiere als erdgeschichtliche Dokumente 25
14. Der Einfluß der Paläozoologie auf den Ausbau der Systematik . . . 30
15. Die Geschichte der Paläozoologie 31
16. Paläozoologische Literatur 34

Spezielle Paläozoologie 36

Die Stämme des Tierreiches 36

Erstes Unterreich: Protozoa 42

Hauptstamm: Cytozoa. — Stamm: Cytomorpha 42

Erste Klasse: Flagellata 42

Zweite Klasse: Rhizopoda 44

Ordnung: Foraminifera 45

I. Allgemeine Organisation 45

II. Schalensubstanz 45

1. Chitinöse Schalen 45
2. Kalkige Schalen 46
3. Agglutinierte Schalen 46

III. Schalenformen 47

1. Flaschenform 48
2. Kugeltraubenform 48
3. Perlschnurform 48
4. Zopfform 49
5. Miliolaform 49
6. Schneckenform 50
7. Ammonitenform 50
8. Füllhornform 50
9. Scheibenform 51
10. Schüsselform 51
11. Seesternform 51
12. Spindelform 51
13. Irreguläre Einzelformen 51
14. Irreguläre Stockformen 52

IV. Dimorphismus 53

V. Lebensweise 54

VI. Geologische Verbreitung 56

Seite

VII. Einige Beispiele wichtigerer fossiler Foraminiferen 57
1. Fusulina 57
2. Nummulites 58
Ordnung: Radiolaria 58
Dritte Klasse: Ciliata 60

Zweites Unterreich: Metazoa 60
Hauptstamm: Coelenterata. — Erster Stamm: Spongiaria 60
Klasse: Spongiozoa 60
I. Allgemeine Organisation 60
II. Körperformen 61
III. Skelett 62
IV. Erhaltungszustand der fossilen Spongien 63
V. Geologisches Vorkommen 64
VI. Systematik 65
VII. Stammesgeschichte 66
VIII. Beispiele fossiler Spongien 66
1. Tremadictyon 66
2. Hydnoceras 66
3. Coeloptychium 67
4. Astylospongia 67
5. Cnemidiastrum 67
6. Verruculina 67
7. Siphonia 68
8. Barroisia 68
9. Cliona 69
Zweiter Stamm: Cnidaria. 69
Erste Klasse: Hydrozoa 69
Zweite Klasse: Scyphozoa 72
Dritte Klasse: Anthozoa 73
A. Unterklasse: Zoantharia 74
I. Allgemeiner Aufbau des Körpers 75
II. Bau des Skeletts 75
III. Fortpflanzung 76
IV. Lebensweise 77
Ordnung: Hexactiniaria 80
Erste Unterordnung: Rugosa 80
I. Skelettbau der Rugosen 80
II. Geologische Verbreitung 81
III. Beispiele von rugosen Korallen 82
Zweite Unterordnung: Madreporaria 83
I. Skelettbau 83
II. Geologische Verbreitung 83
III. Systematik 83
IV. Beispiele 84
1. Cyclolites 84
2. Latimaeandraraea 85
3. Montlivaultia 85
4. Isastraea 86
5. Thecosmilia 86
6. Stephanophyllia 86
7. Flabellum 86
8. Diploctenium 86
9. Astrocoenia 87
B. Unterklasse: Alcyonaria 87
C. Unterklasse: Tabulata 88
Vierte Klasse: Graptolithida 90
I. Erhaltungszustand und geologische Verbreitung 90
II. Morphologie 91
III. Die Bildung von Großkolonien 93
IV. Lebensweise 94

Seite

V. Einige Beispiele von Graptolithiden 94
1. Dictyonema 94
2. Goniograptus 94
3. Dichograptus 94
4. Tetragraptus 95
5. Diplograptus 95
6. Monograptus 95

Hauptstamm: Coelomata. — Stamm: Zygoneura 95
Erster Unterstamm: Scolecida (Niedere Würmer) 95
Zweiter Unterstamm: Annelida (Gliederwürmer) 96
Dritter Unterstamm: Arthropoda (Gliederfüßer) 102

I. Einteilung der Arthropoden 102
II. Allgemeine Merkmale der Arthropoden 102

Erste Klasse: Crustacea 103

Erste Unterklasse: Entomostraca 104
Zweite Unterklasse: Malacostraca 108
Dritte Unterklasse: Trilobita 111

I. Allgemeine Kennzeichen der Unterklasse 111
II. Bau des Panzers 112
1. Struktur 112
2. Gliederung 112
3. Augen 115
III. Gliedmaßen 116
IV. Darmkanal 116
V. Lebensweise 117
VI. Körpergröße 119
VII. Ontogenie 119
VIII. Systematik und Stammesgeschichte 120
IX. Beispiele wichtiger Trilobitengattungen 122
1. Paradoxides 122
2. Sao 122
3. Conocoryphe 122
4. Trinucleus 122
5. Phillipsia 122
6. Aeglina 123
7. Illaenus 123
8. Bronteus 123
9. Acidaspis 123
10. Dalmania 124
11. Agnostus 124

Zweite Klasse: Arachnomorpha 124

Erste Unterklasse: Merostomata 128
Zweite Unterklasse: Arachnoidea 132

Dritte Klasse: Myriapoda 133
Vierte Klasse: Insecta 133

Vierter Unterstamm: Mollusca 137

Erste Klasse: Amphineura 139
Zweite Klasse: Scaphopoda 140
Dritte Klasse: Lamellibranchiata 141
I. Körper 141
II. Schale 143
III. Nahrungsweise 149
IV. Bewegungsfähigkeit 149
V. Aufenthaltsort 151
VI. Einzelleben und Kolonienbildung 152
VII. Feinde 153
VIII. Konvergente und parallele Anpassungen 153
IX. Larvenleben 156
X. Systematik und Stammesgeschichte 156
XI. Lage der Muschelschalen bei ihrer Einbettung in das Sediment 158
XII. Erhaltungszustand der fossilen Muscheln 159
XIII. Geologische Verbreitung 160

Seite
XIV. Einige Beispiele fossiler Muscheln 164
1. Megalodus 164
2. Hippurites 165
3. Trigonia 165
4. Gryphaea 166
5. Heterostrea 166
6. Inoceramus 167
7. Congeria 167
8. Pterinea 167
9. Monotis 168
Vierte Klasse: Gastropoda 169
I. Körper 169
II. Schale und Schalenformen 170
1. Allgemeines 170
2. Struktur 170
3. Schalenwindung 170
4. Benennung der einzelnen Schalenteile 172
5. Septenbildung in den älteren Gehäuseteilen 174
6. Spindelfalten und Außenrandfalten 175
7. Schalendicke 176
8. Schalengröße 176
9. Schalenskulptur 177
10. Wechsel der Schalenform während der individuellen Entwicklung 177
11. Entstehung der Nacktschnecken 178
12. Larvenleben 180
13. Lebensweise 180
14. Systematik 182
15. Einige Beispiele fossiler Gastropoden 183
1. Bellerophon 183
2. Pleurotomaria 183
3. Euomphalus 184
4. Purpuroidea 184
5. Platyceras 184
6. Nerinea 185
7. Cerithium 185
8. Actaeonella 186
9. Valenciennesia 186
10. Balantium 186
Fünfte Klasse: Cephalopoda 187
I. Unterscheidung der Hauptgruppen 187
Erste Unterklasse: Ectocochlia 188
I. Die Weichteile von Nautilus 188
II. Bau der Nautilusschale 190
III. Wachstum der Nautilusschale 191
Erste Ordnung: Nautiloidea 192
I. Die Schalenformen der fossilen Nautiloidea und ihre Beziehungen zur Lebensweise 192
II. Siphonalbildungen 198
III. Systematik 200
IV. Geologisches Vorkommen und Erhaltungszustand der fossilen Nautiloidea 201
V. Geologische Verbreitung der Nautiloidea 202
VI. Beispiele fossiler Nautiloideen 202
1. Endoceras 202
2. Orthoceras 202
3. Nautilus 202
4. Gyroceras 204
5. Ophidioceras 204
6. Pleuronautilus 204
7. Trochoceras 204
8. Ascoceras 204
9. Cyrtoceras 205
10. Phragmoceras 205
11. Gomphoceras 205

Seite

Zweite Ordnung: Ammonoidea 206
I. Organisation des Ammonitentieres 206
II. Schale der Ammonoidea 208
A. Form 208
B. Schalenskulptur 210
C. Wachstum der Schale, Unterbrechung und Abschluß desselben 211
D. Aptychen 211
E. Die Septen (Kammerscheidewände) und ihre Funktion . . . 212
F. Ontogenie 216
III. Lebensweise 217
IV. Erhaltungszustand 219
V. Systematik und Stammesgeschichte 220
VI. Die wichtigsten Ammonoideengattungen 222
1. Clymenia 222
2. Beloceras 222
3. Ceratites 223
4. Ptychites 224
5. Pinacoceras 224
6. Trachyceras 225
7. Arcestes 225
8. Phylloceras 225
9. Lytoceras 226
10. Psiloceras 227
11. Harpoceras 228
12. Perisphinctes 228
13. Peltoceras 229
14. Cosmoceras 230
15. Hoplites 230
16. Acanthoceras 230
17. Indoceras 230
Zweite Unterklasse: Endocochlia 231
Fünfter Unterstamm: Tentaculata (Kranzfühler) 240
Klasse: Bryozoa 242
Klasse: Brachiopoda 244
I. Körper 244
II. Schale 246
1. Bildung der Schale 246
2. Schalenstruktur 247
3. Symmetrieverhältnisse 247
4. Schalenformen 248
5 Armgerüst 249
6. Stielöffnung und Stielverschlußplatten 250
7. Schloßbildungen 251
III. Systematik 252
IV. Geologische Verbreitung, Blüte und Niedergang des Brachiopodenstammes 254
Sechster Unterstamm: Echinodermata (Stachelhäuter) 255
I. Die Hauptgruppen der Echinodermen 255
II. Allgemeine Morphologie der Echinodermen 255
1. Hautskelett 255
2. Körperform 256
3. Ambulakralsystem 258
4. Lage von Mund und After 259
5. Orientierung und Homologie der fünf Ambulakralradien 262
III. Die Stämme der Echinodermen 263
Erste Klasse: Pelmatozoa 263
Erste Unterklasse: Crinoidea 263
I. Skelettbau 263
II. Lebensweise 270
III. Systematik und Stammesgeschichte 272
IV. Geologische Verbreitung 274
V. Einzelne Beispiele fossiler Crinoideen 275

Seite
1. Ascocystites 275
2. Abacocrinus 275
3. Callicrinus 275
4. Lenneocrinus 276
5. Actinocrinus 276
6. Acrocrinus 276
7. Thylacocrinus 276
8. Perittocrinus 277
9. Petalocrinus 278
10. Rhenocrinus 278
11. Timorocrinus 278
12. Encrinus 279
13. Pentacrinus 279
14. Uintacrinus 279
15. Torynocrinus 279
16. Eugeniacrinites 279
17. Cyathidium 280
18. Sagenocrinus 280
19. Cupressocrinus 280
20. Synchirocrinus 280
21. Saccocoma 281
Zweite Unterklasse: Cystoidea 282
1. Ordnung: Diploporita 284
1. Asteroblastus 284
2. Mesocystis 284
3. Proteroblastus 284
4. Protocrinus 284
5. Glyptosphaera 284
6. Proteocystites 285
7. Aristocystites 285
2. Ordnung: Dichoporita 285
1. Lichenoides 286
2. Chirocrinus 286
3. Cystoblastus 286
4. Echinoencrinus 287
5. Pleurocystites 287
6. Glyptocystites 287
7. Callocystites 287
8. Caryocystites 287
9. Echinosphaera 288
3. Ordnung: Blastoidea 288
1. Blastoidocrinus 290
2. Pentremites 290
3. Eleutherocrinus 291
4. Zygocrinus 291
5. Codaster 291
Dritte Unterklasse: Carpoidea 291
1. Trochocystites 292
2. Gyrocystis 292
3. Mitrocystella 292
4. Lagynocystis 292
5. Placocystites 293
6. Cothurnocystis 293
7. Dendrocystites 293
Vierte Unterklasse: Thecoidea 294
Zweite Klasse: Asterozoa 295
Erste Unterklasse: Asteroidea 295
Zweite Unterklasse: Ophiuroidea 297
Dritte Unterklasse: Auluroidea 298
Dritte Klasse: Echinozoa 299
Erste Unterklasse: Echinoidea 299
I. Bau des Skelettes 299
II. Lebensweise 306

Seite
III. Ontogenie 309
IV. Systematik und Stammesgeschichte 309
V. Erhaltungszustand und geologische Bedeutung der fossilen Echinoidea 312
Zweite Unterklasse: Holothurioidea 314
Achter Unterstamm: Chaetognatha (Borstenkiefer) 315
Klasse: Sagittoidea 315
Elfter Unterstamm: Vertebrata (Wirbeltiere) 315
Erste Klasse: Pisces 332
Erste Unterklasse: Anaspida 332
Zweite Unterklasse: Osteostraci 333
Dritte Unterklasse: Antiarchi 334
Vierte Unterklasse: Arthrodira 335
Fünfte Unterklasse: Elasmobranchii 337
1. Ordnung: Pleuropterygii 341
2. „ Ichthyotomi 341
3. „ Plagiostomi 342
4. „ Holocephali 342
Sechste Unterklasse: Acanthodei 344
Siebente Unterklasse: Teleostomi 345
1. Ordnung: Crossopterygii 350
2. „ Dipneusti (= Dipnoi) 351
3. „ Actinopterygii 353
Zweite Klasse: Amphibia 356
Einige Beispiele von Stegocephalen 363
1. Trimerorhachis 363
2. Cacops 364
3. Metopias 364
4. Pelosaurus 364
5. Diplocaulus 364
6. Dolichosoma 365
7. Microbrachis 366
8. Lysorophus 366
Dritte Klasse: Reptilia 367
1. Ordnung (Stammgruppe der Reptilien): Cotylosauria 369
Beispiele von Cotylosauriern 370
1. Seymouria 370
2. Limnoscelis 370
3. Diadectes 371
4. Elginia 372
5. Bradysaurus 372
2. Ordnung: Procolophonia 372
3. „ Pelycosauria 372
4. „ Chelonia 374
5. „ Theriodontia 380
6. „ Rhynchocephalia 383
7. „ Protorosauria 384
8. „ Mesosauria 384
9. „ Ichthyosauria 384
10. „ Sauropterygia 387
11. „ Placodontia 390
12. „ Parasuchia 391
13. „ Pseudosuchia 392
14. „ Crocodilia 393
15. „ Rhamphorhynchoidea 395
16. „ Pterodactyloidea 397
17. „ Saurischia 398
18. „ Ornithischia 405
19. „ Araeoscelidia 408
20. „ Lepidosauria (= Squamata) 408
Vierte Klasse: Aves 413
Fünfte Klasse: Mammalia 719

Seite

I. Die Grundlagen unserer Kenntnisse von der Vorgeschichte der Säugetiere 419
II. Die wichtigsten Skelettmerkmale der Säugetiere 421
III. Einige der wichtigsten Spezialisationen der Säugetiere im Laufe der Stammesgeschichte 427
1. Körpergröße 427
2. Nahrungsweise 427
3. Bewegungsarten 427
4. Skelettelemente 427
A. Schädel 428
B. Wirbel 428
C. Rippen 428
D. Gliedmaßen 429
E. Gebiß 430
IV. Übersicht der Unterklassen und Ordnungen der Säugetiere 430
Erste Unterklasse: Eplacentalia 430
1. Ordnung: Prototheria (Ursäugetiere) 430
2. „ Marsupialia (Beuteltiere) 434
Zweite Unterklasse: Placentalia (Placentatiere) 436
1. Ordnung: Pantotheria 436
2. „ Insectivora (Insektenfresser) 436
3. „ Chiroptera (Fledermäuse) 438
4. „ Carnivora (Raubtiere) 438
5. „ Cetacea (Wale) 442
6. „ Xenarthra 445
7. „ Pholidota (Schuppentiere) 448
8. „ Rodentia (Nagetiere) 448
Superordnung: Ungulata (Huftiere) 448
9. Ordnung: (Stammgruppe der Ungulaten): Protungulata 451
10. „ Nomarthra (Erdferkel) 452
11. „ Artiodactyla (= Paraxonia). — (Paarhufer.) 452
12. „ Amblypoda 456
13. „ Hyracoidea (Klippschliefer) 457
14. „ Embrithopoda 458
15. „ Proboscidea (Rüsseltiere) 458
16. „ Sirenia (Seekühe) 463
17. „ Pyrotheria 464
18. „ Notoungulata 465
19. „ Litopterna 466
20. „ Perissodactyla (Unpaarhufer) 467
21. „ Ancylopoda 471
22. „ Primates (Herrentiere) 472
Register 477

Allgemeine Paläozoologie.

1. Die Möglichkeiten der Fossilwerdung von Tieren.

Die Erhaltung von Tierleichen oder Resten derselben auf lange Zeiträume ist nur unter ganz bestimmten Bedingungen möglich. Nur dann, wenn die unverwesten oder bereits verwesten, aber noch nicht allzustark von der Verwitterung oder von Aasfressern angegriffenen Tierleichen von Gesteinsmaterial umhüllt werden, so daß sie vor den Einwirkungen der Atmosphärilien, der Humussäuren, der mechanischen oder anderen Zerstörungsfaktoren geschützt sind, ist eine Erhaltung solcher Reste möglich. In der Gegenwart können wir beobachten, daß nur ein außerordentlich geringer Bruchteil aller im freien Gelände verendenden Tiere in einer Weise geschützt wird, die wir als das „Fossilwerden" bezeichnen. Eine Wanderung durch unsere Wälder zeigt, in welch außerordentlich kurzer Zeit die Zerstörung und gänzliche Vernichtung einer auf dem Waldboden freiliegenden Tierleiche erfolgt. Ein Vogel, dessen Leiche auf dem moosigen Waldboden liegt, wird von zahlreichen aasfressenden Tieren besucht, benagt, zerrissen, entweder von den Ameisen in kleinen Teilen verschleppt oder von Aaskäfern eingegraben; die Kadaver größerer Tiere, wie die Leiche eines Hasen, eines Rehes usw., werden von Füchsen und Krähen zerrissen und verschleppt, und das wenige, was an Ort und Stelle zurückbleibt, einige Hautfetzen, Haare, Knochen und Zähne, ist den Angriffen der Humussäuren des Waldbodens, der Frostwirkung, der Zerstörung durch Pflanzenwurzeln, der chemischen Zersetzung durch die Kohlensäure des Wassers usf. schutzlos preisgegeben. Einzelne freiliegende Knochen werden von Eichhörnchen benagt und bis zur Unkenntlichkeit verstümmelt. Endlich werden selbst die Knochen und die der Zerstörung am längsten Widerstand leistenden Zähne morsch und brüchig, und schon nach wenigen Monaten ist der Kadaver eines kleineren Tieres spurlos verschwunden. Leichenteile größerer Tiere, namentlich Zähne, Unterkiefer, Fußwurzel- und Handwurzelknochen halten längere Zeit stand, gehen aber, wenn sie frei auf dem Waldboden liegen bleiben, schließlich auch zugrunde.

Tierleichen, die durch Hochwässer in Wildbäche und von da in größere Wasserläufe gelangen, unterliegen hauptsächlich der mechanischen Zertrümmerung durch das Anschlagen an Steine, werden aber auch hier zunächst von den zahlreichen aasfressenden Bewohnern unserer Gewässer, unterstützt von den Fäulnisbakterien, sehr rasch vernichtet.

Auch die Reste von Tieren, die im freien Grasland verendet sind, unterliegen einer raschen Zerstörung; dasselbe gilt auch für die Tiere, die im Hochgebirge zugrunde gehen, und nur dann, wenn der

Kadaver eines größeren Tieres, wie der einer Gemse, in eine Spalte fiel, ist er längere Zeit geschützt und kann sogar unter günstigen Umständen an solchen Stellen „fossil“ werden.

Noch schneller als in unseren Breiten erfolgt jedoch das Zerstörungswerk an Tierleichen in heißen Klimaten, wo die Verwesung rascher einsetzt.

Auch die im Meere verendeten Tiere werden in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle durch die zahlreichen Aasfresser, wie Krebse, Krabben usf. vernichtet oder durch die Brandung der Küstenregion zerbrochen; in größeren Tiefen bewirkt die chemische Einwirkung des Meerwassers eine Auflösung der äußeren oder inneren Skeletteile der Organismen, so daß auch hier die Mehrzahl der verendeten Tiere gänzlich der Zerstörung anheimfällt.

Würden alle seit Beginn des organischen Lebens auf der Erde verendeten Organismen fossil geworden sein, so würde sich die Erdrinde mit einer Leichenschicht von vielen tausend Metern bedeckt haben müssen. Die Erhaltung der Tierleichen ist überhaupt nur in ganz besonderen Fällen möglich, und zwar nur dann, wenn die Reste verhältnismäßig rasch von einer Schutzhülle umgeben wurden, die jede weitere Zerstörung durch biologische Faktoren (Fäulniserreger, Aasfresser), mechanische und chemische Faktoren, Frost, Hitze u. dgl. ausschloß.

Solche Erhaltungsmöglichkeiten, die uns in den Stand setzen, wenigstens einen Bruchteil der in früheren Zeiten der Erdgeschichte zugrunde gegangenen Tiere kennenzulernen, sind folgende:

Auf dem Festlande sind zu allen Zeiten die Erhaltungsmöglichkeiten verhältnismäßig gering gewesen. In vegetationsreichen Gebieten mit starker Humusschicht können sich Tierleichen nur dort erhalten, wo von Quellen Kalktuff abgesetzt wird, der nicht nur Moose, Blätter, Früchte und Holzstücke, sondern auch Tierreste überrindet und von der Luft und den verschiedenen Zerstörungsfaktoren, die sonst auf freiliegende Kadaver einwirken, abschließt. In solchen Tuffen sind mitunter sehr zarte und sonst kaum erhaltungsfähige Reste, wie Vogelfedern, Vogeleier, zarte Schneckengehäuse usw., erhalten. Das von den Bäumen herabfließende und herabtropfende Harz der Bernsteinfichten umschloß zahlreiche Insekten, die auf dem klebrigen Harz hängen blieben; solche fossile Harze sind der im Unteroligozän gebildete Bernstein des ostpreußischen Samlandes und das von anderen harzabsondernden Bäumen stammende Kopalharz, das in der Plistozänzeit entstand. Die vom dünnflüssigen Harz der Bernsteinfichten umflossenen Tierleiber sind mit allen Einzelheiten ihrer Oberfläche in ihm abgedrückt, und dieser Abdruck ist uns erhalten geblieben; aber die durch den Bernstein, wenn auch nur in außerordentlich kleinen Mengen eindringende Luft und die auf gleichem Wege bis zu der eingeschlossenen Tierleiche vordringenden Lösungen haben doch eine Zersetzung der organischen Einschlüsse zur Folge gehabt. So kommt es, daß zwar bei sorgfältigen Dünnschliffen von Bernsteininsekten in den Chitinröhren der Füße noch rote und braunrote Muskelbündel mit schöner Querstreifung zu beobachten sind, und daß es auch zuweilen mit großer Mühe gelingt, den einen oder anderen Insektenflügel freizulegen, die mitunter noch die ursprüngliche Färbung nach der Freilegung zeigen; aber innerhalb weniger Stunden oder Tage fällt ein

solcher Rest zu einem Aschenhäufchen zusammen, da die Zersetzung der organischen Substanz zu weit vorgeschritten ist, um sie in ihrer ursprünglichen Gestalt konservieren zu können. Dieser sich im Innern des Bernsteins abspielende Vorgang hat bei den Einschlüssen in dem bedeutend jüngeren Kopalharz noch nicht zu einer Zerstörung der Tierkörper geführt, so daß diese durch Auflösung des Kopalharzes freigelegt und konserviert werden können. Zweifellos werden aber diese Einschlüsse nach sehr langen Zeiträumen ebenso in Staub zerfallen wie die im Bernstein eingeschlossenen Insekten; auch die Knochen des einzigen aus dem Bernstein bekannten Wirbeltieres, einer kleinen Eidechse, sind zu Staub geworden, und das gleiche Schicksal steht den im Bodeneise Sibiriens eingeschlossenen Kadavern der Mammute und wollhaarigen Nashörner aus der Eiszeit bevor, die seit etwa dreißigtausend Jahren eingefroren und mit allen Weichteilen, ja auch noch mit den Nahrungsresten zwischen den Zähnen, vorzüglich erhalten sind und beim Ausschmelzen aus dem Boden noch den Wölfen und Füchsen zum Futter dienen.

Eine weitere Erhaltungsmöglichkeit für Festlandstiere ist die Umhüllung ihrer Leichen oder Leichenteile mit Steppenstaub. In der Eiszeit fegten über weite Flächen Europas Stürme, die den getrockneten Hochwasserschlamm der großen Flüsse über die Grassteppen wirbelten und unter diesem Staub, den wir Löß nennen, die auf der Steppe frei herumliegenden Skelette und Tierleichen begruben, ebenso wie dies noch heute in den Lößsteppen Chinas der Fall ist.

In ähnlicher Weise, nämlich durch feinen, vom Festlande her in oft überschwemmte Küstenlagunen gewehten Staub, sind auch die prächtig erhaltenen Reste der Tiere, die wir aus den lithographischen Schiefern Bayerns, wie von Solnhofen, Eichstätt, Pappenheim usw. kennen, umschlossen und vor der Zerstörung geschützt worden.

Wo sich in verkarsteten Gebieten die „Rote Erde“ oder Terra rossa als der Lösungsrückstand des Kalksteins auf der Oberfläche der Felsen bildet und durch Regenwasser oder Schmelzwasser in Spalten, Dolinen und Höhlen eingeschwemmt wird, da bietet sich eine weitere Erhaltungsmöglichkeit für Festlandstiere. Auf diese Weise sind in den während der Tertiärzeit in der Schweiz, in der Rauhen Alb Süddeutschlands und im Quercy in Frankreich von eingeschwemmtem Roterdematerial erfüllten Höhlen, in denen sich später Bohnerze bildeten (daher die Bezeichnung „Bohnerzspalten“), viele Reste von Landsäugetieren, freilich meist nur in Gestalt loser Zähne und Knochenfragmente, erhalten geblieben; ähnliche Erscheinungen haben zur Bildung der Knochenbreccien in den dalmatinischen Karstklüften während der Plistozänzeit geführt. Auch die Erhaltung der ungeheueren Mengen von Säugetierknochen in den roten Lehmen von Pikermi in Griechenland steht mit der Verkarstung dieses Gebietes und der Roterdebildung in Zusammenhang, da die roten Lehme von Pikermi nichts anderes als die vom Pentelikon herabgeschwemmten Mengen von Terra rossa sind, welche in der unteren Pliozänzeit die Kalkberge bedeckte.

Wo Vulkane ihr Aschenmaterial bei heftigen Eruptionen über weite Flächen hin verstreuen, können ganze Faunen durch solche Aschenausbrüche verschüttet werden; solche Katastrophen, wie sie sich beim Ausbruche des Vesuvs abgespielt haben, der zur Verschüttung von Pompeji und Herkulaneum führte, haben sich auch in

früheren Zeiten der Erdgeschichte wiederholt ereignet und die Erhaltung zahlreicher Reste ermöglicht, die sonst der Zerstörung anheimgefallen wären. Beispiele dafür sind die vulkanischen Tuffe der älteren Tertiärbildungen Nordamerikas, die im Bridgerbecken einen großen Ausschnitt der mitteleozänen Säugetierfauna Nordamerikas enthalten, ebenso wie die vulkanischen Tuffe der gleichfalls mitteleozänen Washakieformation und die Aschenschichten der vulkanischen John-Day-Formation aus dem Oligozän Nordamerikas, die vulkanischen Bildungen von Antisirabé auf Madagaskar (aus der Plistozänzeit), die vulkanischen Kendengschichten Javas (Pithecanthropusschichten, gleichfalls plistozänen Alters) oder die miozänen Santa-Cruz-Schichten Patagoniens und die unterpliozänen vulkanischen Tuffe der Insel Samos Reste von Tieren umschließen, die durch vulkanische Katastrophen verschüttet wurden.

Auch in Höhlen sind unter gewissen Umständen die Erhaltungsbedingungen für vorzeitliche Reste günstig gewesen; in vielen Höhlen Europas, Nord- und Südamerikas sowie an anderen Orten der Erdoberfläche können und konnten sich namentlich Knochenreste in den Höhlenlehmen erhalten. Eine weitere Erhaltungsmöglichkeit für Landtiere sind Salzsümpfe oder Schotts, wie sie sich heute in Nordafrika, aus früheren Zeiten der Erdgeschichte aber z. B. in den Salzwüsten Südaustraliens (aus der Plistozänzeit, z. B. am Lake Callabonna) oder in den alttertiären Gipslagern des Montmartre in Paris finden. In sehr seltenen Fällen sind auch Erdwachssümpfe zu Friedhöfen von Landtieren geworden, wie die von Knochen ganz erfüllten Erdwachsschichten des Rancho La Brea in Kalifornien oder von Starunia in Galizien, wo sich Reste von Mammut und Nashorn aus der Eiszeit in trefflicher Konservierung fanden. Aber alle diese Möglichkeiten der Erhaltung von Festlandstieren sind verhältnismäßig außerordentlich seltene Erscheinungen und können uns nur kleine Ausschnitte aus der Tierwelt vergangener Zeiten vermitteln.

Die Möglichkeit der Erhaltung von Landtieren ist auch in Torflagern, Braunkohlensümpfen und den zu Steinkohlen gewordenen Sumpfbildungen aus älterer Zeit der Erdgeschichte gegeben gewesen. In allen Formationen, aus denen wir derartige Gesteine kennen, sind Landtiere neben Süßwasserbewohnern und Sumpftieren in Kohlenlagern angetroffen worden.

Ebenso wie noch heute durch Flüsse und Ströme Leichen von Landtieren in das Meer geschwemmt, durch Winde von der Küste aus auf die hohe See geweht und ebenso wie viele Leichen von Festlandstieren in den Absätzen der großen und kleinen Süßwasserseen begraben werden, so ist diese Erhaltungsmöglichkeit auch in früheren und wohl in allen Zeiten der Erdgeschichte vorhanden gewesen. Freilich sind die meisten auf diese Weise in das Meer gelangten Tierreste durch Wogenschlag zertrümmert und zerrieben worden und nur dort erhalten geblieben, wo ihre Einbettung rasch erfolgte. Wenn dagegen ein von Verwesungsgasen aufgetriebener Kadaver von angeschwollenen Flüssen in das Meer geführt und auf hoher See herumgetrieben wurde, so löste sich ein Teil des Körpers nach dem anderen ab, sank zu Boden und wurde hier, wenn er schnell von Schlamm oder Sand umhüllt wurde, fossil; andere Teile des Skelettes gelangten, von den Wellen an den Strand geworfen, in die Küstenablagerungen, und die übrigen Teile wurden schließlich von

der Brandung zu unkenntlichen Trümmern zerrieben. Aus diesem Grunde sind nur sehr selten in jenen Gesteinen, die unter starker Einwirkung der Brandung zur Ablagerung gelangten, vollständigere Reste von Landsäugetieren anzutreffen, während die Möglichkeit ihrer Erhaltung in vollständigerem Zustande dort gegeben war, wo die Tierreste in ruhigerem Wasser zur Ruhe kamen und rasch von Gestein übermantelt wurden, so daß die Aasfresser das Zerstörungswerk nicht vollenden konnten. Dasselbe gilt auch für Reste aus Seenablagerungen; nur dort, wo weder Fische, noch Krebse, noch andere Aasfresser die Leichen benagen und zerstören konnten, weil sie rasch von einer schützenden Schicht bedeckt wurden, finden wir die fossilen Landtiere in vollständigerer Erhaltung vor.

Die Möglichkeiten der Erhaltung von Festlandstieren sind also seit jeher so gering gewesen, daß wir nur erwarten dürfen, einen Ausschnitt aus den Landfaunen früherer Erdzeitalter kennenzulernen, ohne hoffen zu können, daß fortgesetzte Aufsammlungen uns das Bild zu einem vollständigen gestalten könnten; es wird immer nur ein Bruchstück bleiben, was wir von der Fauna der Vorzeit erfahren können. Gleichwohl ist das früher oft gebrauchte Schlagwort von der „Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung" zwar im relativen Sinne richtig, im absoluten aber nicht, da uns fortgesetzte Forschungen seit dem Ausbau der Paläozoologie zu einer Wissenschaft eine ungeheuere Fülle von Formen kennen gelehrt haben.

Für die meeresbewohnenden Organismen sind die Erhaltungsmöglichkeiten bessere als für die Festlandstiere. Gehen auch unter ihnen ungezählte Mengen von Tierleichen durch die mechanischen Wirkungen der Brandung und die Fülle der im Meere lebenden Aasfresser verloren, so bleibt doch in den verschiedenen Gesteinsabsätzen der Meere eine reiche Fülle von Möglichkeiten für die Erhaltung von Organismen übrig, und dies erklärt die große Zahl der uns bekannten fossilen Meerestiere.

Freilich sind auch in diesen Fällen nur jene Reste erhalten geblieben, die durch die Verwesung nicht zerstört werden können, wie die äußeren oder inneren Skeletteile, soweit sie aus kalkigen oder kieseligen Substanzen aufgebaut sind, die der Verwesung widerstehen. Für hornige oder chitinöse Hartteile liegen die Erhaltungsmöglichkeiten viel weniger günstig, und diese können sich nur dann leichter erhalten, wenn sie, wie dies z. B. bei den Trilobiten oder anderen Arthropoden der Fall ist, im Chitin des Panzers Kalksalze eingelagert enthalten.

Daher sind uns von zahlreichen großen Tiergruppen, die keine erhaltungsfähigen Hartteile besitzen, entweder gar keine Reste in fossilem Zustand erhalten, oder es liegen nur sehr seltene Exemplare vor. So kennt man vereinzelte fossile Vertreter des alten Stammes der Scyphomedusen schon seit dem Kambrium, und einzelne Arten sind sogar infolge besonders günstiger Erhaltungsbedingungen stellenweise häufig anzutreffen, wie die Abdrücke von Medusen in den lithographischen Schiefern der oberen Juraformation von Pfalzpaint in Bayern; etwas häufiger sind fossile Anneliden, aber auch hier überwiegen die Reste jener Typen, die in selbstgebauten Röhren leben. Wenn uns auch aus dem Kambrium ein überraschend gut erhaltener Chaetognathentypus (Amiskwia sagittiformis aus Britisch-Kolumbia) vorliegt, so ist dieser Fund bisher vereinzelt geblieben,

und wir dürfen nicht hoffen, über die Geschichte dieses Stammes, ebenso wie über den der niederen Würmer (Platyhelminthen, Aschelminthen usw.), weitergehende Aufschlüsse zu erlangen, denn die Reste dieser Tiere sind kaum erhaltungsfähig, und wir kennen bis jetzt nur einige zweifelhafte Reste von Mermis und Anguilulla aus dem unteroligozänen Bernstein des Samlandes und der untermiozänen Braunkohle von Rott bei Bonn am Siebengebirge. Von den heute so reich entfalteten Seeanemonen, die aller Wahrscheinlichkeit eine sehr alte Tiergruppe darstellen, ist aber bis jetzt noch kein einziger fossiler Vertreter bekannt, und das gleiche gilt auch für eine große Zahl anderer Tiergruppen, die wahrscheinlich schon in sehr alten Zeiten der Erdgeschichte gelebt haben.

2. Der Fossilisationsprozeß.

Ist der tierische Rest, also entweder die unversehrte Leiche oder der mehr oder weniger verweste Kadaver oder nur mehr die der Verwesung Widerstand leistenden Hartteile, von einer schützenden Gesteinsschicht umhüllt und bedeckt worden, so ist damit noch nicht die Möglichkeit der weiteren Zerstörung des Restes beseitigt. Die vielen, weichkörperigen Organismen, die von den Wellen an den Meeresstrand geworfen und dort von einer Sandschicht übermantelt werden, unterliegen auch unter dieser Hülle noch weiter dem Verwesungsprozeß und sind nur vor den gröberen Zerstörungsfaktoren, wie der Brandung, den nur auf der Oberfläche des Meeresbodens jagenden Aasfressern u. dgl., geschützt. Ist aber das Sediment fein genug, den Tierkörper oder dessen Teile so vollständig zu umschließen, daß er wie von einer Gußform umhüllt ist, so ist die Möglichkeit gegeben, daß auch nach gänzlicher Verwesung des Restes wenigstens sein Abdruck in dem später erhärtenden Schlamm erhalten bleibt, denn der feine Tonschlamm wird im Laufe der Zeit entweder zu Mergel, wenn der Kalkgehalt des Tonschlammes entsprechend hoch ist, oder zu Schiefer, auf dessen Schichtflächen sich häufig die ehemaligen Umrisse des Restes, soweit er aus Weichteilen bestand, die später verwesten, mit außerordentlicher Schärfe abzeichnen. Unter günstigen Umständen kann sich sogar noch die Haut oder die Muskulatur in solchen Gesteinen erhalten; dies ist z. B. der Fall in den schwarzen Liasschiefern Schwabens, in denen die Kadaver von Ichthyosauriern und Haifischen noch mit der Hautdecke erhalten geblieben sind, ebenso wie sich in diesen Schichten auch die zarten Leiber der Tintenfische, ja sogar ihre Tintenbeutel mit dem zu einer schwarzen, harten, steinkohlenähnlichen Masse erhärteten Inhalt, erhalten finden. In den durch die Schönheit des Erhaltungszustandes der Fossilreste weltberühmten Kalkschiefern von Solnhofen in Bayern, deren Entstehung in die obere Juraformation fällt, sind jedoch nicht mehr die Hautteile selbst, sondern nur die zarten und scharfen Abdrücke derselben erhalten, und die in diesen Schiefern gefundenen Insekten zeigen in der Regel noch das feine Flügelgeäder mit aller Schärfe auf den Schichtflächen der Schiefer abgedrückt.

Wurde die schützende Gesteinsschicht nicht durch eine starke Welle, sondern durch eine sanft verlaufende Woge über die Unterlage gebreitet, auf der die Tierreste oder Lebensspuren derselben, wie Fährten, Bohrgänge usw., lagen, so konnten unter diesen Bedingungen selbst solche Reste oder Lebensspuren fossiler Tiere fossil werden,

die an anderen Stellen zerstört zu werden pflegen. So haben sich z. B. in den Flyschbildungen der Alpen und Karpathen in den sogenannten „Hieroglyphenschichten" zahllose Lebensspuren fossiler Tiere erhalten können. Ja, es scheint, als ob in einem bisher unrichtig gedeuteten Problematikum aus dem Flysch der Ostalpen (der Gegend von Gmunden in Oberösterreich und bei Wien) der Darminhalt eines großen Wurmes auf diese Weise fossil geworden sei (Fig. 122).

Wurden die Hartteile der vorzeitlichen Tiere in Tonschlamm, Kalkschlamm, Sand, vulkanischen Tuff, feinen oder groben Schotter oder Steppenstaub eingebettet, so traten im Laufe der Zeit je nach der Korngröße und dem Grade der Wasserdurchlässigkeit der verschiedenen Sedimente verschiedenartige Veränderungen der Reste ein.

In feinkörnigen Gesteinen, wie Lehm, Ton, Kalkschlamm usw. sind die kalkigen, ja selbst die chitinösen Hartteile der fossilen Tiere, also z. B. die Schalen und Gehäuse der Mollusken, fast immer erhalten, weshalb wir in Tonen, Tonschiefern, Kalksteinen usw. die Schalen selbst antreffen. Anders liegt der Fall bei Sanden, Sandsteinen, Schottern und Konglomeraten. Diese grobkörnigen Gesteine gestatten dem Wasser eine stärkere Angriffswirkung auf die im Gestein eingeschlossenen Hartteile; die Kohlensäure des Wassers greift die kalkigen Schalen an, löst sie im Laufe der Zeit auf und führt die gelöste Kalksubstanz fort. Aber an anderen Stellen, in tieferen Lagen des Gesteins, setzt das hinuntersickernde Wasser den in den oberen Schichten gelösten Kalk wieder ab und verwendet ihn zur Verkittung der einzelnen Sandkörner oder Gerölle, so daß aus dem Sand ein Sandstein und aus dem Schotter ein Konglomerat wird. Damit hängt es auch zusammen, daß wir in der Regel in lockeren Sanden, z. B. in solchen aus jüngeren Formationen, die Schalen und Gehäuse von Muscheln und Schnecken selbst erhalten finden, in Sandsteinen und Konglomeraten dagegen nicht. Der Grad dieses Auflösungsprozesses ist allein durch die Menge des im Gestein zirkulierenden Sickerwassers bedingt und vom geologischen Alter des Gesteins durchaus unabhängig.

Da sich jedoch sowohl der feinere Tonschlamm oder Kalkschlamm wie auch ein feinerer Quarzsand den Unebenheiten des eingeschlossenen Fossilrestes so dicht anschmiegt, daß derselbe wie in einer Gußform liegt, so bleibt nach der Auflösung der Kalkschale einer Muschel oder des kalkigen Gehäuses einer Schnecke ihr äußerer Abdruck in dem langsam erhärtendem Gestein zurück. Wenn in das Innere des Gehäuses einer Schnecke so viel Schlamm eingeschwemmt wurde, daß der innere Hohlraum des Gehäuses ganz davon erfüllt war, oder wenn das gleiche bei einem Ammoniten oder einer Muschel stattfand, bei der sich der Schlamm oder Sand zwischen die Klappen einschob, so bildete sich auch ein Innenabdruck oder Ausguß der Hohlräume. Nach der Auflösung der Schale und der Erhärtung des inneren Ausgusses blieb also sowohl der äußere Abdruck als auch der innere Steinkern zurück. In beiden Fällen ist aber der organische Rest als solcher gänzlich zerstört, und man darf hier nicht von einer Versteinerung sprechen.

Nicht immer werden alle in einer und derselben Schichte liegenden fossilen Reste bzw. die Hartteile der in einer Gesteinsschicht eingeschlossenen Organismen in gleicher Weise aufgelöst und zerstört. In den Leithakalken des Wiener Beckens, einem Gestein aus der

Miozänzeit, sehen wir die Schalen und Gehäuse der meisten Muscheln und aller Schnecken aufgelöst, nur die Schalen der Kammuscheln (Pecten) und Austern nicht, und ebenso sind auch die Gehäuse der Seeigel in diesen Schichten niemals aufgelöst. Dies hängt damit zusammen, daß die Gehäuse der Schnecken, weil aus Aragonit aufgebaut, leichter löslich sind als die aus Kalkspat oder Kalzit zusammengesetzten Schalen der Kammuscheln und Austern und die Kalkspatgehäuse der Seeigel; ebenso sind die Muschelschalen mit Ausnahme von Pecten und Ostrea aufgelöst, da auch sie aus Aragonit bestehen.

Eine eigenartige Modifikation der in Gestalt von Steinkernen und Abdrücken erhaltenen Fossilien sind die sogenannten Skulpturs teinkerne. Auf diesen zeigt sich nicht nur der Abdruck der Innenseite z. B. einer Muschelschale, sondern außerdem noch der Abdruck der Außenseite der Schale. Die Entstehung derselben setzt voraus, daß die Schale in dem weichbleibenden Gestein einer raschen Auflösung verfiel, so daß infolge des Gebirgsdruckes der Außenabdruck an den Steinkern angepreßt wurde und auf diesem die Skulptur der Schale wieder zum Vorschein kam. Auch hier liegt keine „Versteinerung" vor.

Unter der „Versteinerung" eines fossilen Restes versteht man einen chemischen Prozeß, der in der Infiltration des organischen Restes durch verschiedene gelöste Substanzen oder in einer gänzlichen Umwandlung desselben besteht. Lösungen von kohlensaurem Kalk und phosphorsaurem Kalk bewirken am häufigsten die Versteinerung eines organischen Restes, aber sie kann auch durch den Absatz von Kieselsäure, Schwefelkies, Kupferkies, Eisenoxyd, Eisenoxydhydrat, ja selbst durch Edelopal zustande kommen. Von einer „Versteinerung" kann man auch in dem Falle der Verwandlung knorpeliger oder horniger (chitinöser) Teile in Steinkohle sprechen, wie dies bei den Graptolithen und Insekten der Fall ist, deren chitinöse Skeletteile in Steinkohle verwandelt sein können. Bei einigen paläozoischen Fischen sind die knorpeligen Teile der Skelette in Steinkohle verwandelt (z. B. bei Palaeospondylus, Coccosteus und Cephalaspis). Auch die Exkremente fossiler Tiere (Koprolithen) sind zuweilen in versteinertem Zustande erhalten geblieben, und man hat auch an verschiedenen Wirbeltierresten der Solnhofener Schiefer die Muskeln und Sehnen teilweise in petrifiziertem Zustande beobachtet; bei diesen handelt es sich um die Infiltration der Muskulatur durch phosphorsaure Verbindungen, die bei der Zersetzung des Kadavers aus dem Blute und aus dem Muskelfleische frei wurden und die benachbarten Partien infiltrierten, während andere Teile des Kadavers verwesten und höchstens als Abdruck im feinkörnigen Gestein erhalten geblieben sind.

Fossile Knochen sind entweder viel leichter oder viel schwerer als rezente Knochen. Im ersteren Falle ist das geringere Gewicht eine Folge der Entfernung des Leimgehaltes aus dem fossilen Knochen; so sind Knochen aus dem Löß sehr leicht, mürbe und brüchig und müssen, um vor dem Zerfall bewahrt zu werden, in Leimwasser gekocht oder mit einer Schellacklösung getränkt werden, ein Verfahren, das sich überhaupt bei mürbe und brüchig gewordenen Fossilresten, wie Muschelschalen, Schneckengehäusen usw., empfiehlt. Man hat in früherer Zeit in der porösen Beschaffenheit eines Knochens und

seiner Eigenschaft, an der Zunge kleben zu bleiben, ein Kennzeichen eines fossilen Knochens zum Unterschied von einem rezenten erblicken wollen; man kann jedoch einerseits das „Klebenbleiben" an der Zunge bei sehr vielen Knochen beobachten, die nachweisbar aus historischer Zeit stammen, während andererseits Knochen aus älteren Zeiten der Erdgeschichte diese Eigenschaft fehlt.

Die Veränderung eines fossil werdenden Knochens gegenüber einem „frischen" Knochen besteht aber nicht nur in der Entfernung des Leimgehaltes, sondern auch in der Überführung eines Teiles des Knochenknorpels in stickstoffärmere Substanzen; sie wird von einer Abnahme des Kalziumkarbonats gegenüber dem Kalziumphosphat begleitet. Die Vernichtung der organischen Substanz, die im Knochen enthalten ist, wird hauptsächlich durch Luft und Wasser, die der anorganischen durch das Sickerwasser und die in ihm gelösten Salze bewirkt. In den nunmehr veränderten Knochen dringen weitere Lösungen von Kalksalzen ein, die durch die Haversischen Kanäle in das Innere des Knochens und bis in seine Hohlräume einsickern und hier die Karbonate ablagern; so kommt es zuweilen zur Ausfüllung der Markröhren durch Kalkspatkristalle, wie in den Knochen der fossilen Säugetiere in den unterpliozänen roten Tonen von Pikermi in Griechenland, die zuerst die Aufmerksamkeit auf die seither so berühmt gewordene Fundstelle lenkten, da ihr Entdecker sie für Diamanten hielt.

In anderen Fällen, wie in den unterpliozänen Kongerienschichten des Wiener Beckens, in den schwarzen Liasschiefern Schwabens, in den schwarzen Sanden des oberen Miozäns von Antwerpen usw., sind die Knochenreste entweder ganz oder doch zum Teil von Schwefelkies durchsetzt. So schön ein derartiger Rest bei seiner Aushebung aus dem Gestein erscheint, so sehr ist diese Art der Versteinerung für seine Erhaltung in unseren Sammlungen gefährlich, da der Schwefelkies an der Luft in Eisenvitriol übergeführt wird und der Knochen meist unrettbar der Zerstörung preisgegeben ist, wenn nicht sehr energische Gegenmaßnahmen (Bestreichen des vorher stark erhitzten fossilen Restes mit einer luftabschließenden Lackschicht) ergriffen werden. Die Infiltration mit Schwefelkies erfolgt stets in Verbindung mit der Anhäufung faulender organischer Substanzen in der Nähe des versteinernden Restes, ebenso wie die Infiltration mit dem schön blauen Vivianit oder mit Phosphorsäure.

In Tropfsteinhöhlen und Absätzen von Kalktuff an Quellen kann man häufig eine Form der Versteinerung beobachten, die sich als eine Inkrustierung des betreffenden Restes darstellt, wobei der organische Rest selbst zerstört wird und nur seine Hülle übrigbleibt, wie wir dies namentlich bei Blättern und Moosen, aber auch bei verschiedenen Tierresten aus solchen Bildungen beobachten können.

Selten findet sich Kieselsäure in Gestalt von Quarz, Opal und Edelopal als Versteinerungsmittel. Die Reste aus der weißen Schreibkreide sind vielfach, so z. B. die Seeigelgehäuse und Muschelschalen, in Quarz verwandelt; hier liegen jedoch Verdrängungspseudomorphosen vor. Die in Kieselsäure verwandelt erscheinenden Fossilien der Klentnitzer Schichten Mährens (obere Juraformation) sind jedoch nichts anderes als die Ausfüllungen der nach der Auflösung der Schalen übriggebliebenen Zwischenräume zwischen dem Steinkern und dem Außenabdruck des Restes. Ähnliche Pseudomorphosen kommen, wiewohl selten, auch in Gestalt von kristallisiertem Kalkspat vor.

Auch die berühmten „Dinosauriermumien“ aus der oberen Kreideformation von Converse County in Wyoming sind wohl als nichts anderes wie als Pseudomorphosen anzusehen. Die Kadaver von Trachodon scheinen lange Zeit als Mumien in der Wüste gelegen und gelegentlich von Hochwässern in einen breiten Strom geschwemmt worden zu sein, wo sie auf einer Sandbank abgesetzt und hier von Sandschichten eingehüllt wurden. Man hat in diesen feinen, zu Sandstein erhärteten Sanden die Körper der Trachodonten in Gestalt von Mumien gefunden, die vollständig aus Sandstein bestanden und im Innern das Skelett der Tiere sowie Nahrungsreste in Gestalt verkohlter Pflanzenteile enthielten. Die Skulptur der Haut, ihre Falten, Risse usw. waren mit allen Einzelheiten beim Absprengen der äußeren Sandsteinhülle sichtbar. Selbst die Lage und der Verlauf der Muskeln und Sehnen ließ sich vollkommen klar beobachten. Keinesfalls kann es sich hier um eine Infiltration der Mumie durch Sand handeln, da ein solcher Vorgang unverständlich wäre, sondern nur um eine sekundäre Ausfüllung des Abdruckes der Mumie im Sand, also um eine Pseudomorphose und nicht um eine „Versteinerung“.

3. Die Färbung der fossilen Reste.

Nur in sehr seltenen Fällen sind die natürlichen Farben der fossilen Tiere oder ihrer Reste erhalten geblieben. Zuweilen findet man undeutliche Spuren von Farbenstreifen oder Bänderungen an Schneckengehäusen (z. B. bei verschiedenen Arten von Conus, Cypraea, Ancillaria, Strombus, Cerithium, Neritina aus den Miozänbildungen des Wiener Beckens, Dicosmos aus den Schichten der mittleren Trias von St. Cassian in Südtirol) oder bei Bivalven (z. B. bei Perna, Mytilus, Pinna, Nucula) und Brachiopoden (z. B. Terebratula cimex Richt. aus dem Devon der Eifel); in seltenen Fällen ist bei Ammoniten noch der leuchtende, prächtige Farbenschiller der Perlmutterschicht der Schalen bei Exemplaren aus den russischen Wolgaschichten (oberer Jura und untere Kreide) oder bei den Gehäusen des Carnites floridus aus dem Bleiberger Muschelmarmor so wie bei Schalenresten von Aturia aus den Miozänbildungen Österreichs erhalten; sonst aber sind die Schalen meist glanzlos und farblos, und die bunten Färbungen, die z. B. die Muschelschalen in manchen Schichten aufweisen, sind eine Folge der Infiltration mit Eisenoxydul oder Eisenoxydhydrat. Manche Insekten zeigen im fossilen Zustande noch Spuren ihrer ehemaligen Farbenzeichnung in Gestalt von Streifen, Bändern, Flecken u. dgl.

Die ursprünglich weiße Farbe der Knochen und Zähne ist außer bei plistozänen Funden nur in sehr seltenen Fällen erhalten. Beispiele dafür sind die Knocheneinschlüsse in den schneeweißen Kalksteinen der unteren Mokattamstufe (Mitteleozän) Ägyptens, in den tertiären Bildungen Nordamerikas, in den weißen Miozänkalken Sardiniens und in der weißen Schreibkreide Hollands und Belgiens. In anderen weißen oder hellgelben Gesteinen, wie in den Leithakalken des Wiener Beckens, sind dagegen die Knochen und Zähne stark gefärbt, und zwar die Knochen rostgelb bis rostbraun, der Zahnschmelz in der Regel blaugrau bis schwarz.

Die Knochenreste aus hellfarbigen Gesteinen (Schiefern, Sanden, Sandsteinen, Schottern, Konglomeraten, Kalksteinen und vulkanischen

Tuffen) sind durchweg hell gefärbt; die Farbentöne durchlaufen alle Töne von Hellgelb, Ockergelb, Lichtbraun, Rotbraun bis Kaffeebraun.

Die Knochen aus dem Löß sind meistens hellbraun gefärbt.

Zähne und Knochen aus dunkelfarbigen Gesteinen (blauen bis schwarzen Tonen und Tonschiefern, Sanden und Sandsteinen, Schottern und Konglomeraten, Braunkohlen, Steinkohlen und Torfbildungen) sind in der Regel tiefbraun bis schwarz.

In bestimmten Gesteinen sind die Einschlüsse an Fossilresten eigenartig gefärbt. So zeigen die Reste der Fische aus dem alten Roten Sandstein (Old Red Sandstone) Schottlands ein sehr charakteristisches Gemisch von grauer, schwarzer, weißer und rostroter Färbung, die den Resten ein geschecktes Aussehen verleiht, während die Knochen aus den roten Tonen von Pikermi und ebenso die aus den dalmatinischen Knochenbreccien eine weiße Grundfarbe mit roten und schwarzen Flecken zeigen. In seltenen Fällen zeigen die fossilen Knochen auch grünliche Farbentöne.

4. Die Zerstörung fossiler Reste.

Wir haben gesehen, daß mit der allseitigen Umhüllung eines Tierrestes durch Gestein zwar die Möglichkeiten einer Zerstörung und Vernichtung desselben verringert, aber nur sehr selten fast gänzlich aufgehoben sind, wie bei den Bernsteininsekten. In der Mehrzahl der Fälle, in denen es zum Einschlusse eines Tierrestes in ein Gestein kommt, arbeiten verschiedene Faktoren unausgesetzt an der Zerstörung des Restes weiter, bis ein Grad dieser Zerstörung erreicht ist, der keine Steigerung mehr erfährt, solange keine Veränderungen an dem Gesteinssarge eintreten, der den Rest umschließt.

Wenn jedoch das Gestein durch Gebirgsdruck gepreßt, verdrückt, gefaltet oder zerquetscht wird, wenn Zerrungen der Schichten eintreten oder Verwerfungen sie durchsetzen, wenn sich in einen Gesteinsspalt Lava einzwängt und in der Nähe des Fossilrestes ihren Weg nach oben zu bahnen sucht, wenn sich das von oben her eindringende Regen- und Schmelzwasser längs der Spalten und Klüfte seinen Weg bis zum Grundwasserspiegel herab sucht und dabei Höhlen auswäscht, wenn Pflanzenwurzeln ihre Wurzelenden bis tief in die Schichten einsenken und an den Knochen oder anderen kalkhaltigen Fossileinschlüssen festsaugen oder wenn grabende Tiere ihre Baue in fossilführenden Schichten anlegen, so sind zahlreiche Möglichkeiten einer späteren Zerstörung der von den Gesteinen umschlossenen Fossilien vorhanden, deren Fossilisationsprozeß bereits beendigt war. Durch den Gebirgsdruck werden die Reste der fossilen Tiere entweder zusammengedrückt oder in die Länge gezogen, ja unter Umständen in viele kleine Stücke auseinandergerissen. Verwerfungen können die Fossilien nicht nur auseinanderreißen, sondern an den Bruchrändern schleppen und bis zur Unkenntlichkeit zerquetschen, und in stark gefalteten Gesteinen erfahren die Fossilreste eine Umkristallisierung, so daß sie bis zur Unkenntlichkeit entstellt werden können; durch die Einwirkung der glühenden Laven werden die Fossilien zusammen mit ihrer Gesteinsumhüllung gebrannt („gefrittet") oder gänzlich zerstört. Die Baumwurzeln, die ihre Nahrung in den Knochen suchen, wie die der Platanen und Strandföhren von Pikermi, sprengen die Knochen auseinander und zerstören sie manchmal auf diese Weise so weit, daß sie beim Ausheben in zahllose kleine Bruchstücke zerfallen.

Häufig trifft man die Oberfläche fossiler Knochen, die in geringer Tiefe unter der Vegetationsdecke liegen, von einem Geflecht feiner Gänge bedeckt, die von Baumwurzeln oder Graswurzeln herrühren. Diese Gänge sind es, die früher für Bohrgänge eines fossilen Pilzes gehalten und unter dem Namen Mycelites ossifragus beschrieben worden sind.

Wenn jedoch durch die Wirkungen der Erosion die Gesteinsschichten mit Fossileinschlüssen an die Erdoberfläche gebracht werden, so setzt die ganze Kette von mechanischen und chemischen Zerstörungsprozessen ein, die an der Abtragung der Erdoberfläche arbeiten. Nun werden die Fossilien der Verwitterung preisgegeben, von Frostsprüngen zerrissen, gelangen als Rollstücke in die Wildbäche und Flüsse und werden von diesen weiter geschoben, bis sie entweder an einer anderen Stelle von neuem fossil werden oder gänzlich der Zerstörung anheimfallen. Besonders an der Meeresküste findet dort, wo fossilführende Schichten ausstreichen, eine fortdauernde und weitgehende Zerstörung von Fossilresten statt.

Auch in der Wüste setzt im Gefolge der für diese Regionen bezeichnenden Verwitterungsvorgänge, bei denen der Wind eine hervorragende Rolle spielt, eine weitgreifende Zerstörung der auswitternden Versteinerungen ein. Der sie umhüllende Sandstein zerfällt zu Sand, der vom Winde verweht wird und als Schleifmaterial an der Zerstörung der Reste arbeitet. Freilich überziehen sich die Fossilreste ebenso wie die frei auf dem Wüstenboden herumliegenden Gerölle mit der für Wüsten bezeichnenden „Schutzrinde“ und werden durch diese in der Hauptsache aus Kieselsäure bestehende Schutzschicht vor weiteren Angriffen des Sandgebläses zunächst geschützt, aber nur so lange, bis sich durch die Wirkung der Insolation (Verwitterung durch Sonnenbestrahlung) Sprünge und Risse in der Schutzrinde gebildet haben, in die das Sandgebläse nun von neuem eingreifen kann.

Auf diese Weise zerfallen selbst große Knochen vorzeitlicher Riesenreptilien, die in der Wüste auswittern, in Bruchstücke und werden schließlich zu Staub zermahlen.

Findet am Meeresstrande oder auf dem Boden seichter Meeresteile, wo die Brandung noch wirken kann, eine Ausspülung oder Auswitterung von Fossilresten statt, so werden dieselben von bohrenden Organismen, wie Bohrmuscheln, Bohrschwämmen (Vioa) oder Bohrwürmern, durchlöchert und entweder gänzlich zerstört oder wieder an anderen Stellen von neuem fossil.

5. Fossilfunde auf sekundärer Lagerstätte.

Die geschilderten Zerstörungen fossilführender Gesteine bringen es mit sich, daß dort, wo die Bedingungen für das Fossilwerden günstig sind, ausgewitterte und ausgewaschene Fossilien zusammen mit den Leichen und Leichenresten rezenter Tiere neuerlich fossil werden und auf diese Weise in eine sekundäre Lagerstätte zu liegen kommen. Derartige Fälle liegen heute überall dort vor, wo fossilführende Gesteine an der Meeresküste, an Seeufern u. dgl. ausstreichen. So erklärt sich der Fund eines Mammutschädels in den rezenten Alluvionen der Theiß, die Einbettung alttertiärer Muscheln, die von der Nordsee aus dem Boden des Ärmelkanals ausgewaschen werden, in den heutigen Strandbildungen der belgischen Küste,

zusammen mit den gerollten Kreideversteinerungen, die von der Strömung bis an diese Stelle aus der Gegend von Calais hergewälzt werden. So erklärt sich auch das Vorkommen von zahlreichen Resten fossiler Säugetierknochen auf dem Boden der Nordsee im Bereiche der Doggerbank, auf der die Knochen aus den eiszeitlichen Schichten ausgespült, von heute lebenden Bohrmuscheln durchlöchert und auf dem Meeresboden von neuem fossil werden. Ebenso gelangen tertiäre Fossilreste, vermischt mit Resten von Tieren aus älteren Formationen, wie Juraversteinerungen, in die rezenten Strandbildungen der englischen Küste.

Derartige Erscheinungen haben sich auch schon in früheren Erdzeitaltern in genau derselben Weise abgespielt und häufig zu irrtümlichen Folgerungen über das gleichzeitige Leben von Tierformen Veranlassung gegeben, die tatsächlich aus ganz verschiedenen Formationen stammen.

In vielen Fällen liegen freilich die Verhältnisse klar zutage, wie bei dem sehr häufigen Vorkommen von skandinavischen, altpaläozoischen Fossilien in den eiszeitlichen Moränen, die einen großen Teil Deutschlands überdecken. In den alttertiären Sandsteinen von Bruderndorf in Niederösterreich liegen gerollte Steinkerne von Muscheln, Schnecken und Seeigeln, die aus einer älteren Abteilung des Eozäns stammen und trotz ihrer großen Häufigkeit nicht zur Altersbestimmung dieser Schichten herangezogen werden dürfen. In manchen Fällen wird ein Zweifel über das geologische Alter solcher Funde nicht möglich sein, aber daß dies da und dort doch der Fall ist, zeigt die Meinungsverschiedenheit über die Frage, ob die Reste eines fossilen Reptils, Dyrosaurus, in den Phosphatlagern von Tunis auf primärer oder auf sekundärer Lagerstätte liegen. Auch die Frage, ob die Reste von Choneziphius, einem tertiären Zahnwal, im Crag von Suffolk und im Obermiozän von Antwerpen auf primärer oder sekundärer Lagerstätte liegen, ist noch nicht entschieden.

So gut wie eine einmalige Umlagerung fossiler Reste möglich ist, kann dies auch wiederholt erfolgen, wenn die Bedingungen dafür günstig sind und die Fossilreste diesen mehrfachen Wechsel ihrer Lagerstätte zu überdauern vermögen.

6. Lebensspuren vorzeitlicher Tiere.

Stellen uns auch die körperlichen Reste der vorzeitlichen Tiere die Hauptquelle zur Erforschung der vorzeitlichen Tierwelt dar, so sind uns doch verschiedene Spuren ihrer Lebenstätigkeit und ihrer Lebensäußerungen erhalten geblieben, die uns in mancher Hinsicht sehr wertvolle Aufschlüsse vermitteln.

Zu solchen Lebensspuren gehören vor allem Fährten, Bohrgänge, Wohnstätten, Fraßspuren, Nahrungsreste in der Leibeshöhle fossiler Tiere, Freßplätze und Sterbeplätze, Koprolithen, Embryonen, Eier, krankhafte Veränderungen und Verletzungen, Spuren stattgefundener Kämpfe, Anzeichen des Todeskampfes, Reste von Parasiten und Ansiedlern auf fremden Gehäusen, Fälle von Symbiose, kurz, eine große Zahl von Erscheinungen, die erst zum Teil ihre richtige Deutung gefunden haben. Die Ermittlung dieser Erscheinungen in Verbindung mit der Erforschung der Lebensweise der vorzeitlichen Tiere und ihrer Anpassungen an die Umwelt bildet eine der wichtigsten Aufgaben der Paläobiologie.

7. Gehäuftes und vereinzeltes Vorkommen fossiler Reste.

Da das Fossilwerden von Tierresten gleichwie das von Pflanzenresten von dem Zusammentreffen einer Reihe günstiger Umstände abhängig ist, die nicht immer und überall dieselben sind und waren, so ist auch die Fossilführung der einzelnen Schichten aus den verschiedenen Erdzeitaltern außerordentlich verschieden. Manche Gesteine sind überaus arm an Fossilresten und viele sogar ganz fossilleer, obwohl wir in den Meeresgründen oder Seeböden, in denen ihr Absatz erfolgte, ein reiches Tierleben annehmen dürfen. Andere Schichten sind dagegen von Fossilresten so erfüllt, daß sie zuweilen nur aus solchen zu bestehen scheinen, wie die weiße Schreibkreide oder die Fusulinenkalke der Steinkohlenformation oder die Nummulitenkalke der Eozänzeit. Einige Gesteinstypen sind geradezu rein organogenen Ursprungs, wie Korallenkalke, gewisse aus Seelilienresten fast allein bestehende Schichten (Krinoidenkalke) usf.

Die Anhäufung von Tierresten in einer bestimmten Schicht darf aber nicht dadurch zu erklären versucht werden, daß wir an diesen Stellen ausnahmslos Stätten vor uns sehen, an denen ein reiches Tierleben herrschte. Sehr häufig liegen ganz andere Umstände vor, die eine lokale Anhäufung von Tierresten an Stellen bedingt haben, die außerhalb ihres eigentlichen Wohn- und Lebensgebietes lagen.

Wenn wir den Ausbiß einer Schicht untersuchen, die eine Unzahl von Austern umschließt, so haben wir hier ein Beispiel vor uns, in dem sowohl der Wohnort und der Todesort als auch der Begräbnisort der Tiere zusammenfallen. Das gleiche ist auch mit den massigen Korallenkalken der Fall, die von riffbauenden Korallentieren aufgebaut worden sind. Anders liegt aber die Sache z. B. bei dem Korallenvorkommen im berühmten, an Versteinerungen außerordentlich reichen Nefgraben in der Gosau in Oberösterreich, das der Gosauformation (obere Kreide der Alpen) angehört. Hier stecken die Korallen in einem grauen, tonigen Mergel, der einen weichen, schlammigen Meeresgrund darstellt, auf dem riffbauende Korallen heute nicht zu leben vermögen und wohl auch in früherer Zeit nicht zu leben vermochten. Wir befinden uns in diesen korallenreichen Gesteinen nicht im Gebiete des Riffes selbst, sondern in einer Region am Fuße des Korallenriffes und somit zwar am Todesort und Begräbnisort der Korallen, aber nicht an ihrem Wohnort. Wenn wir in Schiefern des deutschen Lias die Belemnitenrostren in ungeheuren Mengen finden („Belemnitenschlachtfelder" nannte Quenstedt diese Schichten), so haben wir hier einen Fall vor uns, in dem die Schicht mit den Fossileinschlüssen zwar den Begräbnisort, aber weder den Todesort noch den Wohnort repräsentiert, die in diesem Falle identisch sind. In anderen Fällen, wie bei vielen im lithographischen Schiefer Bayerns gefundenen Resten von Tieren, die in noch lebendem Zustande in die Rifflagunen des Plattenkalkgebietes eingeschwemmt worden sind, fällt wieder der Todesort mit dem Begräbnisort, aber nicht mit dem Wohnort zusammen. In jedem einzelnen Falle muß sorgfältig geprüft werden, ob Begräbnisort, Todesort und Wohnort der in einem bestimmten Gestein gefundenen Tiere zusammenfallen oder nicht; in diesem Punkte sind viele falsche Schlüsse gezogen worden. So darf aus dem Auftreten irgendeines Fossilrestes in rein marinen Bildungen noch nicht der Schluß gezogen werden,

daß es sich hier um eine Meeresform handelt, da die Leiche des betreffenden Tieres eingeschwemmt worden sein kann. Umgekehrt können durch Seewinde Reste mariner Tiere in Landdünen hinaufgeweht werden, wie man dies nicht nur heute am Meeresstrande beobachten kann, sondern auch in miozänen Dünenbildungen am flachen Sandstrand des Miozänmeeres bei Korneuburg in Niederösterreich. Aus dem Funde eines Fossils in einem Gestein darf also keineswegs ohne weiteres der Schluß gezogen werden, daß das Tier an dieser Stelle lebte oder starb.

8. Biologische Analyse der fossilen Faunen.

Aus den im vorstehenden dargelegten Gründen ist in jedem einzelnen Falle eine sorgfältige biologische Analyse fossiler Faunen erforderlich. In der Summe der in einer fossilen Fauna aufgefundenen Arten befindet sich stets eine mehr oder weniger große Zahl ortsfremder Elemente. Wenn wir z. B. die Fauna der marinen, miozänen Strandbildungen des Wiener Beckens, die als Leithakalkablagerungen bekannt sind, analysieren, so finden wir zwar eine überwiegende Mehrzahl mariner Typen, aber unter und zwischen ihnen stets eine gewisse Zahl von Landformen, die vermischt mit den Resten von Meerestieren eingebettet wurden, wie Reste von Landsäugetieren, Landschildkröten, Landschnecken usw. Das gleiche Mischungsverhältnis tritt uns in der Fauna der lithographischen Schiefer Bayerns entgegen. Da finden wir Reste von planktonischen Hochseetypen neben Resten von Küstentieren, Landinsekten neben Wasserwanzen, den Urvogel (Archaeopteryx) neben Resten von Fischen, den kleinen, bipeden Landdinosaurier Compsognathus neben Flugsauriern (Pterodactylus und Rhamphorhynchus), die z. T. eine mövenartige Lebensweise führten. Aber während hier die Dinge verhältnismäßig einfach liegen, so daß eine Analyse der Fauna und ihre Unterscheidung nach Landtieren und Meerestieren, Küstenformen und Hochseeformen ohne große Schwierigkeit möglich ist, sind wir in vielen anderen Fällen noch nicht so weit, um einen vollkommen klaren Einblick in die verschiedenen biologischen Elemente einer Fauna zu gewinnen. Viele unrichtige Anschauungen über die Lebensweise vorzeitlicher Tiere sind auf eine ungenügende biologische Analyse der betreffenden Fauna zurückzuführen.

9. Ermittlung der Lebensweise der vorzeitlichen Tiere.

Eine der wichtigsten Aufgaben der Paläozoologie besteht in der Ermittlung der Lebensweise der vorzeitlichen Tiere. Man hat sich in früherer Zeit meist damit begnügt, aus den vergleichend anatomischen Befunden der Fossilreste die systematische und phylogenetische Stellung des betreffenden Tieres zu bestimmen und hat die Frage nach der Lebensweise der vorzeitlichen Tiere stark vernachlässigt. Daraus sind viele schwere Fehler in der Systematik und Phylogenie der fossilen Tiere zu erklären.

Die Untersuchung der lebenden Tiere und das Studium ihrer Anpassungen an die Lebensweise, also an die Bewegungsart, den Aufenthaltsort, die Nahrungsweise usw., haben gezeigt, daß die Körperform des ganzen Tieres sowie die Form und die Ausbildung der einzelnen Organe von der Lebensweise entscheidend beeinflußt werden.

Die Außenwelt wirkt in einer Summe von verschiedenartigen Reizen auf den Organismus, unter denen mechanische Reize neben solchen thermischer, optischer, chemischer und biologischer Natur die Hauptrolle spielen. Auf diese Reize reagiert der Organismus, indem seine Organe entsprechend den auf sie einwirkenden Reizen umgeformt und „angepaßt" werden, um auf diese Weise dem Organismus in dem von ihm bewohnten Lebensraum die Existenz zu ermöglichen.

Die „Anpassung" ist somit ein biologischer Vorgang, eine Reaktion des Organismus auf die von der Außenwelt auf ihn ausgeübten Reize. Wir bezeichnen als „Anpassung" sowohl einen Vorgang als auch den Zustand, in dem sich ein angepaßtes Organ oder der ganze Organismus befindet, und nennen Anpassung jene durch die Lebensweise provozierte Veränderung der Organe oder des ganzen Organismus, welche ein der Umwelt entsprechendes Funktionieren der Organe und das Leben des ganzen Organismus in einem bestimmten Lebensraume ermöglicht.

Um die Beziehungen zwischen den Körperformen und der Umwelt bei den vorzeitlichen Tieren zu ermitteln, ist es notwendig, sich auf das eingehendste mit den Anpassungen der lebenden Tiere und ihren Beziehungen zur Umwelt vertraut zu machen, um auf diesem Wege die Grundlage für Analogieschlüsse auf die Lebensweise der analog gestalteten fossilen Tiere zu gewinnen.

Dieser Forschungszweig, der sich mit der Ermittlung der Lebensweise der vorzeitlichen Tiere und ihrer gesamten Beziehungen zur Umwelt beschäftigt, wird als Paläobiologie bezeichnet.

Die paläobiologischen Forschungen haben nicht nur über viele bisher ungelöste Probleme der Lebensweise der vorzeitlichen Formen Licht verbreitet, sondern uns auch in den Stand gesetzt, eine Geschichte der Anpassungen auf Grundlage der sich stufenweise steigernden Anpassungen der verschiedenen, an eine und dieselbe Lebensweise angepaßten Tiere zu entwerfen. Sie haben somit über viele stammesgeschichtliche Fragen Aufklärung gebracht, die auf anderen Wegen der phylogenetischen Forschung bisher nicht gelöst werden konnten. Die paläobiologischen Untersuchungen haben weiter gezeigt, daß sehr viele Merkmale, die wir als Kennzeichen eines engeren verwandtschaftlichen Zusammenhanges zu betrachten gewohnt waren, nur als die Folge einer gleichartigen Lebensweise von unter Umständen gar nicht näher verwandten Typen anzusehen sind. Noch immer steckt unsere Systematik voll von derartigen Irrtümern, die auf einer unrichtigen Einschätzung von reinen Anpassungsmerkmalen beruhen, und es ist die Aufgabe der Paläobiologie, mit diesen Irrtümern soweit als möglich aufzuräumen. Dies ist nur dann möglich, wenn auf das sorgfältigste die durch die Lebensweise bedingte Form der einzelnen Organe und Organgruppen von den Einzelheiten ihres inneren Baues unterschieden wird. So z. B. zeigen die Flossen der Haifische und Knochenfische, der Wale, Seekühe, Seehunde, der Ichthyosaurier, Sauropterygier, Mosasaurier und der Pinguine eine oft überraschende Übereinstimmung in der allgemeinen, durch die gleichartige Funktion der Flossen bedingten Form, während der innere Bau dieser Flossen weitgehende Verschiedenheiten aufweist und den Beweis dafür liefert, daß die Ähnlichkeiten in der Form nicht als Zeichen einer engeren Verwandtschaft, sondern nur als Zeichen für eine analoge Lebensweise betrachtet werden dürfen. Diese Ähnlich-

keiten der Form, bedingt durch eine homodyname Funktion heterogener Organe, werden als Konvergenzerscheinungen bezeichnet und von den in näher oder nicht näher verwandten Formengruppen auftretenden gleichsinnigen Anpassungen gleicher Organe bei gleichem inneren Bau, also von parallelen Anpassungen unterschieden, die einer homodynamen Funktion homologer Organe ihre Entstehung verdanken.

Liegen bei nahe verwandten Gruppen parallele Anpassungen vor, die dann eintreten oder eingetreten sind, wenn verschiedene Angehörige eines geschlossenen Stammes unabhängig voneinander dieselbe Lebensweise eingeschlagen haben, so ist es oft außerordentlich schwierig, die Abzweigungsstelle der verschiedenen sich mehr oder weniger parallel entwickelnden Stammeslinien zu ermitteln. Ein solcher Fall liegt bei den verschiedenen flugunfähig gewordenen Rallen vor, die, wie ihre geographische Verbreitung beweist, sich unabhängig voneinander in weit voneinander entfernten Gebieten aus flugfähigen Rallen entwickelt haben, die infolge des Lebens auf kleineren Inseln das Flugvermögen eingebüßt haben. Da sich auch in anderen Tiergruppen die Erscheinung häufig wiederholt hat, daß verschiedene Angehörige eines und desselben Stammes, die bereits so weit voneinander verschieden waren, daß sie der Systematiker als „Gattungen" unterscheidet, dieselbe Lebensweise angenommen haben (z. B. bei den fliegenden Beuteltieren, die auf drei verschiedene Stammgattungen zurückgehen), so sind wir bei fossilen Formenreihen sehr oft nicht in der Lage, sie bis in ihre letzten Wurzeln ihrer Stammgruppe zurückzuverfolgen. Trotz dieser Schwierigkeiten verdankt die Stammesgeschichte der Paläobiologie bereits eine große Zahl wichtiger Erkenntnisse stammesgeschichtlicher Zusammenhänge und die Aufdeckung vieler Irrtümer auf diesem Gebiete, so daß diese heute als einer der wichtigsten Wege der phylogenetischen Forschung betrachtet werden darf.

10. Die Rekonstruktion fossiler Tiere.

Da die Vorgänge, die zur Fossilisation eines Tieres führen und geführt haben, in der Mehrzahl der Fälle eine weitgehende Zerstörung des betreffenden Restes bewirkt haben, so liegt uns von den fossilen Tieren in der Regel nur ein Teil des Körpers und nur in den seltensten Fällen das ganze Tier vor.

Der Paläozoologe ist daher gezwungen, nicht nur die morphologische Bestimmung der sehr häufig in stark durcheinandergeworfenem Zustand befindlichen Reste sehr sorgfältig durchzuführen, sondern auch die morphologischen Beziehungen der getrennten Elemente der aus vielen Bestandteilen aufgebauten Skelette festzustellen und schließlich aus den vorhandenen Skeletteilen das ganze Skelett zu rekonstruieren. Dabei müssen auch die fehlenden Teile ergänzt werden. Diese Ergänzung ist unschwer möglich, wenn es sich um Arten handelt, die mit lebenden nahe verwandt sind, wie dies bei den eiszeitlichen und tertiären Wirbeltieren der Fall zu sein pflegt; wo aber die Unterschiede zwischen den lebenden und den fossilen Arten große sind, da ist die Rekonstruktion der fossilen Art naturgemäß viel schwieriger durchzuführen.

Die Aufgabe des Paläozoologen besteht bei der Rekonstruktion einer fossilen Type zunächst in der morphologischen Wieder-

herstellung des Skelettes, beziehungsweise des ganzen Tieres. Um jedoch nicht nur das Skelett, sondern auch das ganze Tier in seiner natürlichen, der Lebensweise entsprechenden Körperhaltung richtig darzustellen, ist es notwendig, zuerst die Lebensweise des betreffenden Tieres genau zu ermitteln, da sonst schwere Fehler in der Rekonstruktion unvermeidlich sind. Mit der Durchführung einer morphologischen Rekonstruktion ist also die Aufgabe des Paläozoologen noch nicht abgeschlossen; der letzte und freilich schwierigste Abschnitt dieser Rekonstruktionsarbeit besteht in dem Versuche, das Tier in seiner natürlichen Stellung und Körperhaltung und in seiner natürlichen Umgebung zu rekonstruieren, um so tief als möglich in das Verständnis der fossilen Form einzudringen. Auch diese Aufgabe bildet einen wichtigen Bestandteil der Ziele und Aufgaben der Paläobiologie.

Bei sorgfältiger Anwendung der paläobiologischen Methode und Vermeidung aller weitgreifenden Phantasien ist es möglich, auf diesem Wege zu der Rekonstruktion von Lebensbildern aus der Tierwelt der Vorzeit zu gelangen, welche die Darstellung der gesamten Beziehungen der vorzeitlichen Tiere eines bestimmten Zeitabschnittes der Erdgeschichte untereinander und zu ihrer Umwelt zum Ziel haben. Die Rekonstruktion derartiger Lebensbilder ist früher ein Tummelplatz von Dilettanten gewesen, in den letzten Jahrzehnten aber zu einem Zweige der wissenschaftlichen Paläozoologie ausgebaut worden, in der Erkenntnis, daß es nicht nur die Aufgabe der Paläozoologie ist, die fossilen Tiere in ihrer morphologischen Bedeutung und stammesgeschichtlichen Stellung zu erfassen, sondern auch einen möglichst genauen Einblick in ihre Lebensweise und in ihre Beziehungen zur gesamten Umwelt zu gewinnen.

11. Die vorzeitlichen Tiere als stammesgeschichtliche Dokumente.

Unter den verschiedenen Wegen der stammesgeschichtlichen Forschung nimmt die Paläozoologie einen sehr wichtigen Platz ein. Daß sie, obwohl sie allein uns die phylogenetischen Dokumente in Gestalt der Reste der Tiere aus früheren Erdzeitaltern zur Verfügung stellt, nicht eine ausschlaggebende Bedeutung besitzt, ist dadurch bedingt, daß sie uns bei sehr vielen großen Tiergruppen nichts über ihre Vorgeschichte auszusagen imstande ist, weil deren Reste nicht erhaltungsfähig gewesen sind oder weil ihre Entstehungsgeschichte in eine weit zurückliegende Zeit der Erdgeschichte fällt, aus der wir keine bestimmbaren Tierreste kennen. Schon im Kambrium hatten sich nach unseren bisherigen Forschungen fast alle großen Gruppen des Tierreiches selbständig gemacht und nur einige wenige haben sich erst in späteren Zeiten, aus denen die paläontologischen Urkunden bereits reichlicher vorliegen, voneinander getrennt. Sind wir also hinsichtlich der Ermittlung der phylogenetischen Zusammenhänge dergestalt auf ein Gebiet eingeschränkt, das nur einen Teil des gesamten Tierreiches umfaßt, so bieten uns dafür die Reste der später zur Entfaltung gelangten Gruppen eine Fülle von Belegen über die Geschichte dieser Formenreihen dar. Dies gilt in erster Linie von den Wirbeltieren, aber auch von einigen anderen Gruppen, wie von den Insekten, Echinodermen, Mollusken und Korallen. Auf diesen Gebieten gebührt der Paläozoologie in stammesgeschichtlichen Fragen zweifellos das erste Wort, namentlich bei der Phylogenie der Wirbeltiere.

Über den Entwicklungszustand eines Organs oder eines ganzen Organismus gibt uns die vergleichende Anatomie oder Morphologie Aufschluß. Wir lernen aus diesen Vergleichen, ob sich ein Organ in einem mehr oder weniger primitiven Beharrungszustand oder im Zustande der Steigerung oder im Zustande der Reduktion befindet. Dieser Forschungsweg gilt in gleicher Weise für die lebenden wie für die fossilen Formen und bildet die Grundlage aller stammesgeschichtlichen Forschungen.

Der zweite Weg der Ermittlung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge besteht in der Untersuchung und Vergleichung der verschiedenen Erscheinungsformen und Spezialisationen im Laufe der ontogenetischen Entwicklung, das ist die Zeit von der frühesten Jugend des Individuums bis zum erwachsenen Zustand, also jene Epoche im Leben des Individuums, die vom „Embryo" bis zum „Erwachsenen". Danach führt dieser Zweig der Zoologie den Namen Embryologie oder Ontogenie. Auf diesem Gebiete vermag die Paläozoologie nur gelegentliche Beiträge zu liefern.

Ein dritter Weg zur Ermittlung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge ist die Tiergeographie. Aus der ehemaligen Verbreitung der Arten und Gattungen läßt sich über viele Fragen eine Aufklärung gewinnen, die auf anderen Wegen schwer oder gar nicht zu erzielen ist. Indessen kann diese Forschungsrichtung im Vergleiche zur Morphologie nur eine untergeordnete Bedeutung beanspruchen. Die Paläozoologie hat auf dem Gebiete der Tiergeographie eine große Zahl sehr wichtiger Tatsachen festzustellen vermocht, welche eine wesentliche Unterstützung und Ergänzung der auf vergleichend-anatomischem Wege erzielten Ergebnisse darstellen.

In der ersten Zeit der Entwicklung der Paläozoologie zu einer Wissenschaft hat man geglaubt, aus der Verschiedenheit des geologischen Alters der fossilen Reste einen entscheidenden Anhaltspunkt für die Frage nach der stammesgeschichtlichen Stellung der fossilen Tiere gewinnen zu können, hat aber diesen Daten häufig einen viel zu großen Wert beigemessen. Man hat z. B. an die Funde des Urvogels in Solnhofen und Eichstätt in Bayern (aus den lithographischen Schiefern der oberen Juraformation) die falsche Schlußfolgerung geknüpft, daß die Entstehung der Vögel in diese Zeit fällt, während wir nur berechtigt sind zu sagen, daß der älteste Fund eines Vogels in die Juraformation fällt. Ebenso ist es unrichtig, zu sagen, daß das Aussterben einer Tiergruppe in jene Zeit fällt, aus der wir die letzten fossilen Reste kennen. Mit anderen Worten, die Funde fossiler Reste bilden zwar einen dokumentarischen Beleg für die Anwesenheit der betreffenden Tiere in jener Zeit der Erdgeschichte, aus der die Reste stammen, aber sie gestatten uns keine Äußerung über die Entstehung oder den Untergang der Tiergruppe, welcher diese Arten angehören. Man kann allerdings feststellen, daß zu einer bestimmten Zeit der Erdgeschichte gewisse Tiergruppen in großen Mengen auftauchen und in späteren Zeiten scheinbar mit einem Schlage von der ganzen Erdoberfläche wieder verschwinden; das ist z. B. der Fall bei den Ammoniten. In vielen Fällen wird ja wohl die geologische Verbreitung mit der tatsächlichen zeitlichen Verbreitung übereinstimmen, aber man darf diese Fälle nicht verallgemeinern. Daß z. B. die Frösche eine außerordentlich alte Gruppe sind, kann als feststehend betrachtet werden; bis vor kurzer

Zeit waren aber die ältesten Frösche erst aus dem Alttertiär bekannt und sind erst später auch im oberen Jura Spaniens und Nordamerikas gefunden worden, während sie aus der Kreideformation und aus älteren Ablagerungen als die Juraformation bisher noch nicht bekannt sind. Wir würden daher einen schweren Fehler begehen, wenn wir sagen wollten: „die Frösche sind im oberen Jura entstanden"; wir dürfen nur sagen, daß sie hier zum ersten Male auftreten.

Ein Urteil über die stammesgeschichtliche Stellung irgendeiner Art kann auch der Paläozoologe nur auf Grundlage der morphologischen Vergleiche gewinnen. Widersprechen die Ergebnisse dieser Untersuchungen dem Zeitpunkte des geologischen Auftretens, so kann nach dem im vorstehenden Gesagten kein Zweifel daran bestehen, daß die Morphologie das entscheidende Wort zu sprechen hat und daß die entgegengesetzten Schlüsse, die auf dem Boden der Stratigraphie oder Schichtenlehre aufgebaut sind, nicht als Einwand gelten können. Stimmen jedoch sowohl die morphologischen wie die stratigraphischen Ergebnisse durchaus überein, so darf die Stratigraphie als eine Stütze der Morphologie in phylogenetischen Fragen betrachtet werden.

Das Ziel der Phylogenie ist die Feststellung der Ahnenformen der lebenden Tiere und Pflanzen, aber auch die Verfolgung der Stammesgeschichte der in früheren Zeiten der Erdgeschichte erloschenen Formenreihen. Man ist in dem Bestreben, diese Vorgeschichte der Lebewesen aufzuhellen, namentlich in den ersten Versuchen und Entwürfen einer Stammesgeschichte vielfach zu weit gegangen. Besonders die Periode der siebziger Jahre des vergangenen Jahrhunderts hat eine Anzahl von Theorien und Hypothesen auf diesem Gebiete hervorgebracht, die nicht genügend fundiert waren und daher die phylogenetischen Forschungen vielfach in Mißkredit gebracht haben. Man ist seither zu der Erkenntnis gelangt, daß es besser ist, unsere Unkenntnis in einzelnen Fällen ruhig zuzugeben, als ungenügend begründete Hypothesen aufzustellen. Dies ist heute um so weniger mehr nötig, als die Zeit des erbitterten Kampfes um die Anerkennung der Abstammungslehre vorüber ist und mit dem unbestrittenen Siege derselben geendet hat. Kann die Morphologie uns lehren, ob ein Organ als primitiv oder spezialisiert anzusehen ist und kann sie uns auf hypothetischem Wege ein Bild der Ahnenform einer lebenden Type entwerfen, so ist doch nur die Paläozoologie allein in der Lage, uns mit den historischen Dokumenten der Stammesgeschichte bekannt zu machen und die Beweisstücke vorzulegen, auf denen sich die Stammesgeschichte des Tierreiches aufbaut. Das Ziel der Paläozoologie muß daher in dem Nachweise solcher Ahnenformen bestehen. Auch hier ist jedoch vielfach über das Ziel hinausgeschossen worden, indem man fossile Formen als „Ahnenformen" bezeichnet hat, die sich später als Angehörige von Seitenzweigen des Hauptstammes der betreffenden Reihe erwiesen haben.

Daß wir heute imstande sind, unter den primitiven Angehörigen einer geschlossenen Stammesreihe Typen aus der direkten Ahnenreihe auszuscheiden und für andere ihre Stellung als direkte Ahnen der jüngeren Formen zu erweisen, verdanken wir der Erkenntnis, daß die stammesgeschichtliche Entwicklung nicht umkehrbar ist (Dollosches Irreversibilitätsgesetz).

Die paläontologischen Forschungen der letzten Jahrzehnte haben, unterstützt von Untersuchungen an lebenden Gruppen und einzelnen Formen den Beweis dafür erbracht, daß ein im Laufe der Stammesgeschichte verkümmertes, weil außer Dienst gestelltes Organ nie wieder entsteht, wenn die Nachkommen dieses Typus zu der früheren Lebensweise zurückkehren, bei der dieses Organ eine wichtige Funktion ausübte. Auch in dem Falle, in dem das Organ zwar nicht ganz verschwunden, aber doch sehr stark reduziert worden war, ist im Bedarfsfalle dieses rudimentär gewordene Organ nicht mehr zu seiner früheren Stärke ausgebildet worden. An seiner Stelle wurde im Bedarfsfalle ein Ersatz durch andere Organe geschaffen.

Finden wir nun bei einer in der Stammesreihe auf tieferer Stufe stehenden Gattung ein Organ in sehr stark rudimentärem oder gänzlich verkümmertem Zustande, so werden wir diese Form aus der direkten Ahnenreihe jener jüngeren Formen ausschließen müssen, bei denen sich dieses Organ in wohlentwickeltem Zustande vorfindet. Wir sind also durch die Erfassung der Bedeutung des Dolloschen Prinzipes in der Lage, über die Stellung einer fossilen Form innerhalb einer stammesgeschichtlichen Reihe nicht nur vage Mutmaßungen anzustellen, sondern mit Sicherheit eine solche Form entweder aus der Ahnenreihe auszuschließen oder in dieselbe einzugliedern.

Untersuchen wir die verschiedenen fossilen Formen, die durch ihre allgemein tiefer stehende Organisation zunächst den Anschein erwecken, daß es sich bei ihnen um Ahnen der jüngeren Formen handelt, genauer und verfolgen wir die Stufenhöhe der Spezialisationen ihrer Organe, so werden wir in den meisten Fällen beobachten können, daß eine solche ältere und primitiver organisierte Type in der Spezialisation des einen Organs tiefer, in der eines anderen Organs aber höher steht als die nächst jüngere Form; man spricht in diesem Falle von einer „Spezialisationskreuzung". Liegen derartige Kreuzungen der Spezialisationen vor, so kann es sich bei diesen beiden Typen keinesfalls um Glieder einer geschlossenen Ahnenreihe handeln, da weder die eine noch die andere Type als der Ausgangspunkt einer phylogenetischen Reihe betrachtet werden kann. Trotzdem werden wir bei Berücksichtigung aller Merkmale meist nicht darüber im Zweifel sein können, welche der beiden Formen auf eine tiefere oder auf eine höhere Stufe der stammesgeschichtlichen Leiter zu stellen ist, und wir werden dann diese beiden Typen als Angehörige zweier verschiedener Entwicklungsstufen erkennen. Stammesgeschichtliche Reihen, die derartige Typen umfassen, bezeichnen wir als Stufenreihen.

So gelangen wir zu ganz verschiedenen Ergebnissen über die stammesgeschichtliche Stufenhöhe einzelner Formen, wenn wir verschiedene Organe je nach ihrer Spezialisationshöhe untereinander vergleichen und die betreffenden Typen in eine Reihe anzuordnen versuchen. Wenn wir die stufenweise erfolgende Beckenreduktion der Wale als Grundlage zur Aufstellung einer phylogenetischen Reihe wählen, so erhalten wir eine Stufenreihe, die sich von einer zweiten, auf Grundlage der Spezialisationen des Gebisses derselben Gruppe aufgestellten Stufenreihe durchaus unterscheidet, und wieder anders ist das Bild, wenn wir die schrittweise sich steigernden Veränderungen der Halswirbelsäule als Grundlage wählen; und versuchen wir es, die Spezialisationssteigerungen im Baue der Flossen als Grundlage für

die Aufstellung einer solchen Reihe zu wählen, so ist die Reihenfolge der einzelnen miteinander verglichenen Gattungen wieder anders. Daraus ergibt sich, daß wir die verglichenen Formen, mögen sie bei oberflächlicher Betrachtung sich scheinbar noch so einfach in eine phylogenetische, aus direkt miteinander verknüpften Gliedern bestehende Reihe einordnen lassen, unter keinen Umständen miteinander direkt verbinden dürfen, weil eben die festgestellten Spezialisationskreuzungen eine derartige Gruppierung absolut ausschließen.

Die Erkenntnis der scharfen Unterscheidung von Stufenreihen und Ahnenreihen ist für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Verbände von großer Bedeutung. Nur in jenen Fällen, wo sich die Spezialisationssteigerungen aller untersuchten Organe gleichsinnig und nicht durch Kreuzungen der Spezialisationen unterbrochen aneinanderreihen, liegt der Fall vor, in dem wir von einer direkten Ahnenreihe sprechen können.

Solche Ahnenreihen sind bis jetzt nur in sehr geringer Zahl festgestellt worden; die überwiegende Mehrzahl der auf Grund fossiler Formen aufgestellten phylogenetischen Reihen trägt den Charakter von Stufenreihen. Dieselben haben als phylogenetische Reihen keineswegs geringere Bedeutung als die Ahnenreihen; ihre Erkenntnis als Stufenreihen erleichtert aber wesentlich die Erfassung der tatsächlich bestehenden genetischen Verbände und bildet sozusagen das Skelett einer Stammesreihe, die durch Fortsetzung der Untersuchungen und die Entdeckung neuer Formen immer mehr und mehr ausgestaltet werden kann und sich so langsam dem erstrebten Ziele, der Erkenntnis der unmittelbaren, geschlossenen Ahnenreihen nähert, wie sie z. B. unter den Säugetieren in den Stämmen der Pferde, Wale, Sirenen und Elefanten festgestellt worden sind. Unter diesen ist aber die vielfach als „Ahnenreihe" bezeichnete stammesgeschichtliche Reihe der Pferde nicht verstanden; diese ist, soweit sie alle bekannten fossilen Formen umschließt, das Beispiel einer Stufenreihe, und nur einzelne Abschnitte derselben können den Charakter einer Ahnenreihe beanspruchen.

Eine dritte Gruppe phylogenetischer Reihen ist die der Anpassungsreihen. Wir haben bei den Angehörigen verschiedener Stämme ebensowohl wie innerhalb eines genetisch geschlossenen Stammes die Möglichkeit, die aufeinanderfolgenden Stufen einer Anpassung an eine bestimmte Lebensweise festzustellen. Die Aufstellung einer solchen Reihe dient zunächst nur dazu, die Entstehungsgeschichte einer Anpassung festzulegen; stellt sich heraus, daß sich diese Anpassungssteigerungen in einer genetisch enger verknüpften Reihe abgespielt haben, so gewinnt die Anpassungsreihe den Charakter einer Stufenreihe, aus der in den oben angeführten Fällen auch eine Ahnenreihe losgelöst werden kann, falls sich die Anpassungssteigerungen aller Organe gleichsinnig vollzogen haben.

Mitunter werden wir aber durch eine bloße äußere Ähnlichkeit zu der irrigen Meinung verführt werden können, daß es sich in den ähnlichen Formen der Organe um gleichsinnige Anpassungen an dieselbe Lebensweise handelt. Ähnliche Veränderungen der Organe können unter Umständen durch ganz verschiedene Ursachen bewirkt werden. In solchen Fällen werden wir derartige zu Reihen gruppierte Ähnlichkeiten als bloße Ähnlichkeitsreihen zu unterscheiden haben.

Für den Paläozoologen ist es aus den oben angeführten Gründen von größter Wichtigkeit, den primitiven oder spezialisierten Zustand eines Organs zu erkennen, um keine falschen Schlüsse über die Spezialisationshöhe des betreffenden Organs und damit über die stammesgeschichtliche Stellung des Tieres zu ziehen. Man muß die primären und sekundären Zustände eines Organs so scharf als möglich auseinanderhalten.

Der Begriff „primitiv" kann nur relativer Natur sein; was für ein Säugetier primitiv ist, ist für ein Reptil unter Umständen ein hochgradig spezialisierter Zustand und dasselbe gilt natürlich für die kleineren Gruppen innerhalb der Säugetiere. Was für einen Wal primitiv ist, kann für einen Creodontier eine hohe Spezialisation darstellen.

Der Gegensatz von „primitiv" ist „spezialisiert". Unter den Spezialisationen der Organe haben wir sowohl regressive (rückläufige oder negative) als progressive (fortschrittliche oder positive) Spezialisationen zu unterscheiden. Auch die Verkümmerung eines Organs ist als eine Spezialisation, aber als eine regressive zu betrachten, während das Anwachsen eines Organs eine progressive Spezialisation darstellt.

Die Gegensätze der progressiven und regressiven Spezialisationen werden aus folgender Tabelle ersichtlich:

II.		I.		II.
Sekundärer Zustand: (Vorgang)	←	**Primärer Zustand:**	→	**Sekundärer Zustand:** (Vorgang)
Regressive Spezialisation (—)	←	Primitiver Zustand (0)	→	Progressive Spezialisation (+)
Negative Vorgänge oder Zustände				**Positive Vorgänge oder Zustände**
Reduktion	←	Konservativer = stationärer Zustand	→	Kreszenz
Schwächung	←		→	Verstärkung
Verringerung	←		→	Vermehrung
Verkleinerung	←		→	Vergrößerung
Simplifikation	←		→	Komplikation
Degeneration	←		→	Perfektion
Atrophie	←		→	Hypertrophie
Rudiment	←		→	Oriment

Die Unterscheidung dieser Spezialisationstypen ist zur Beurteilung der phylogenetischen Stufe, auf welcher ein Organismus steht, von einschneidender Bedeutung. So pflegte früher der Zoologe kleine Bildungen, von denen nicht näher bekannt ist, ob sie im Gehen oder Kommen sind, schlechtweg mit der Bezeichnung „Rudimente" zu belegen. Es ist indessen in phylogenetischer Hinsicht von Wichtigkeit, neuentstehende oder „orimentäre" Bildungen oder „Orimente", von den verschwindenden oder „rudimentären" Bildungen oder „Rudimenten" scharf zu trennen. Der Paläozoologe ist in der Lage, derartige Scheidungen durchzuführen, da ihm ja in vielen Fällen die aufeinanderfolgenden Stufen einer stammesgeschichtlichen Reihe vorliegen. In jenen Fällen, in denen es einstweilen noch nicht sicher ist, ob ein sehr kleines oder unbedeutendes morphologisches Merkmal im Kommen oder im Gehen ist, empfiehlt es sich, den indifferenten Ausdruck einer „minutialen" Bildung oder „Minutial" für ein solches Merkmal in Anwendung zu bringen.

Der Ausbau der phylogenetischen Forschungsmethode in der Paläozoologie hat uns nicht nur eine Fülle stammesgeschichtlicher Dokumente lesbar gemacht und ihre Bedeutung für die spezielle Stammesgeschichte der Tiere dargelegt, sondern uns auch über gewisse allgemeine Probleme der Stammesgeschichte Aufschluß gegeben, über die uns die auf anderen Wegen forschenden Nachbarwissenschaften die Erklärung schuldig geblieben sind. Hierzu gehört z. B. die Frage nach dem Tempo der stammesgeschichtlichen Entwicklung.

Ein Teil der Forscher hatte angenommen, daß die Entwicklung der Tierstämme durchaus stetig und gleichmäßig und in ununterbrochenem Tempo erfolgt sei, während andere Forscher aus ihren Untersuchungen die Auffassung gewonnen hatten, daß die Entwicklung ungleichmäßig erfolgt sein müsse, und zwar zu gewissen Zeiten stürmisch, zu anderen langsam. Daß gewisse Typen seit uralten Zeiten keine Veränderungen mehr erfahren haben, mußte schon aus dem Vorhandensein sehr tiefstehender Formen neben hochspezialisierten in der heutigen Tierwelt hervorgehen. Daraus ergab sich also zunächst die Tatsache des Abschlusses der phylogenetischen Entwicklung in bestimmten Fällen, während in anderen die stammesgeschichtliche Entwicklung unter steter Umformung und fortgesetzter Spezialisation noch heute andauert. Erst die Paläozoologie hat jedoch den Nachweis zu erbringen vermocht, daß auch innerhalb eines sich noch in Entwicklung befindlichen Stammes Perioden langsamer, ruhiger und steter Umformung mit solchen einer rapiden, stürmischen und ruckweisen Umformung abwechseln. Es ließ sich nachweisen, daß eine stetige und ruhige Steigerung der Anpassungen bis zur Erreichung eines Ausgleichzustandes zwischen Tier und Umwelt bei unverändertem Fortbestehen der äußeren Lebensbedingungen erfolgt ist, während eine sprunghafte, ja zuweilen stürmische Umformung und Stammesentwicklung dann eintrat, wenn ein erzwungener oder freiwilliger Wechsel der Lebensweise erfolgte.

Ein weiteres Beispiel für den Ausbau der phylogenetischen Erkenntnisse durch die Paläozoologie ist der Nachweis von verfehlten Anpassungen. Bei lebenden Organismen ist man in der Regel geneigt, alle Reaktionen der Organismen auf die von der Außenwelt auf sie ausgeübten Reize als günstige und vorteilhafte Veränderungen des Organismus anzusehen. Man darf jedoch nicht übersehen, daß nicht jede Reaktion eines Organismus auf die Reize der Umwelt, also eine „Anpassung", auch notwendigerweise für die Erhaltung der Art günstig sein muß, sondern daß der Vorteil einer solchen Reaktion unter Umständen zwar ein momentaner sein kann, aber kein dauernder zu sein braucht, d. h. unter der Voraussetzung des unveränderten Fortbestandes der äußeren Lebensbedingungen. In einigen Fällen konnte die Paläozoologie den Nachweis dafür erbringen, daß verschiedene Angehörige eines Stammes in verschiedener Weise auf die Reize der Umwelt reagiert haben und daß sich z. B. die vorzeitlichen Raubtiere in ganz verschiedener Weise an die Nahrungsweise angepaßt haben. Jene Stämme, bei denen dasselbe mechanische Problem auf verschiedenen Wegen gelöst wurde und die Reaktion in weniger vorteilhafter Weise erfolgte als bei jenen Formen, die sich in die heute noch lebenden Karnivoren fortsetzen, sind schon nach

kurzer Zeit, ohne die Möglichkeit einer Umkehr gehabt zu haben, erloschen. Sind wir auch erst in einigen wenigen Fällen in die Lage gekommen, solche verfehlte, für die Weiterentwicklung des Stammes ungünstige Anpassungswege festzustellen, so ist doch dieser Vorgang wahrscheinlich außerordentlich häufig und wahrscheinlich die Ursache für das frühzeitige Aussterben vieler Gruppen gewesen.

12. Die vorzeitlichen Tiere als tiergeographische Dokumente.

Unter den verschiedenen Wegen der stammesgeschichtlichen Forschung nimmt die tiergeographische Forschung eine sehr wichtige Stelle ein. Die Verbreitung und das Vorkommen der heutigen Tiere wird überhaupt erst dann verständlich, wenn wir die geographische Verbreitung der nächsten Anverwandten dieser Formen aus früheren Zeiten der Erdgeschichte näher untersuchen. So ist die heutige geographische Verbreitung der Tapire nur dadurch zu erklären, daß in früheren Zeiten der Erdgeschichte diese Huftiergruppe eine viel weitere geographische Verbreitung besessen hat. Heute leben die Tapire nur mehr im indomalayischen Archipel und in Zentralamerika. Da keine Verbindungswege zwischen diesen beiden Gebieten bestehen, so mußte angenommen werden, daß die Tapire früher weiter verbreitet gewesen sind und sich heute nur noch dort erhalten haben, wo sie die ihren Lebensbedürfnissen zusagenden Bedingungen vorfinden. Die Paläozoologie lehrt uns, daß die Tapire, wie die vorliegenden Dokumente in Gestalt fossiler Knochenreste und Zähne ihrer vorzeitlichen Verwandten beweisen, in der Tertiärzeit über die nördliche Hemisphäre weit verbreitet gewesen sind, daß sie zuerst aus dem Untereozän Nordamerikas, dann aus dem Oligozän Nordamerikas und Europas, dann aus dem Miozän Nordamerikas und dem Obermiozän Steiermarks bekannt sind, im Unterpliozän über einen großen Teil Eurasiens verbreitet waren und sich bis in das Plistozän Südchinas verfolgen lassen. Daß sie den sonst sehr gut bekannten Steppenfaunen der unteren Pliozänzeit Europas und Asiens fehlen, scheint zu beweisen, daß sie seit jeher eine Lebensweise geführt haben wie ihre heutigen Nachkommen und daß sie überall dort verschwunden sind, wo die für sie nötigen Lebensbedingungen sich geändert haben. Dieses Beispiel zeigt, in welcher Weise sich die Forschungen der Tiergeographie, der Morphologie und Paläobiologie gegenseitig ergänzen und daß die Tiergeographie, soweit sie auf die vorzeitlichen Tiere Rücksicht nimmt und sich nicht ausschließlich auf die lebenden Formen beschränkt, für die Geschichte der Tierwelt sehr wichtige Aufschlüsse zu geben vermag. Immerhin spielt sie hier keine so hervorragende Rolle wie die Pflanzengeographie bei der Ermittlung der vorzeitlichen Wanderungen der Pflanzen, da die paläobotanischen Dokumente ungleich lückenhafter sind als die paläozoologischen.

13. Die vorzeitlichen Tiere als erdgeschichtliche Dokumente.

Nachdem man im XVIII. Jahrhundert erkannt hatte, daß die verschiedenen Schichten der Erdrinde durch verschiedene Tierreste gekennzeichnet sind, hat man die Fossilreste als „Denkmünzen der Schöpfung“ angesehen und versucht, mit ihrer Hilfe nicht nur die gleichalterigen Schichten an weit voneinander entfernten Fundstellen

wiederzuerkennen, sondern auch auf die Verschiedenheiten der Fossileinschlüsse eine Schichtenlehre oder Stratigraphie zu begründen. Der Ausbau dieser Forschungsrichtung zeigte, daß für die verschiedenalterigen Gesteine der einzelnen Schichtgruppen und Formationen bestimmte Tierreste bezeichnend oder, wie man zu sagen pflegt, „leitend" seien und man hat nach diesen Gesichtspunkten „Leitfossilien" von den indifferenten Typen, die sich in verschiedenen übereinanderliegenden Formationen fanden, unterschieden.

Auf dieser Grundlage ruht noch heute das ganze große, bis in subtile Einzelheiten ausgebaute Gebäude der Stratigraphie. Im großen und ganzen sind auch heute noch die Grundlagen dieses Gebäudes nicht erschüttert. Aber die bis zum äußersten getriebene Anwendung des Prinzips, daß eine nach den bisherigen Kenntnissen für eine bestimmte Schichte oder Schichtengruppe für „leitend" gehaltene Form ausschließlich auf dieselbe beschränkt sei, hat zu einer großen Zahl von Irrtümern geführt. Wo eine größere Zahl von Resten aus einer Schichte vorliegt, kann man aus dem allgemeinen Charakter der Fauna zu einem Urteil über das Alter der sie umschließenden Gesteine gelangen; wo jedoch nur vereinzelte Reste aus einer Schichte vorliegen, unter denen einige „Leitfossilien" auftreten, ist die Bestimmung des geologischen Alters einer Schichte zweifelhaft, zumal dann, wenn es sich um Bildungen aus weit voneinander entfernten Gebieten handelt, in denen diese beiden „Leitfossilien" auftreten, während die Schlußfolgerung auf ein gleiches geologisches Alter dann berechtigt zu sein pflegt, wenn es sich um Schichten aus nahe beieinanderliegenden Gegenden handelt. Aber auch hier kann die übertriebene Anwendung des stratigraphischen Prinzips zu folgenschweren Irrtümern führen.

Ein Übelstand dieser Forschungsrichtung, die ausschließlich geologischen, d. h. erdgeschichtlichen und nicht paläozoologischen, d. h. tiergeschichtlichen Zwecken diente, bestand und besteht darin, daß bei der „Bestimmung" eines fossilen Restes häufig kleine Abweichungen vernachlässigt wurden, um das geologische Alter einer Schicht möglichst „sicher" zu bestimmen. Gerade die kleinen Abweichungen zwischen den Resten zweier einander nahestehender Formen sind jedoch für den Paläozoologen von größter Wichtigkeit, da sie ihn in die Lage bringen, die im Laufe der Stammesgeschichte erfolgten Veränderungen einer Stammesreihe zu verfolgen. Während es also dem Geologen daran gelegen sein muß, in den fossilen Resten eine Handhabe für die Altersbestimmung einer Schichte zu gewinnen, ist das Ziel des Paläozoologen kein trennendes, sondern ein verbindendes, da gerade die Verknüpfung der altersverschiedenen Formen für ihn von höchster Bedeutung ist.

In der ersten Zeit ihrer Entwicklung befand sich die Paläozoologie wie die Paläobotanik fast ausschließlich in den Händen der Geologen, und erst allmählich ist sie das Arbeitsgebiet der Zoologen geworden. Die Gründe dafür lagen zunächst darin, daß der Erhaltungszustand der fossilen Reste ihre Untersuchung durch den Zoologen in früherer Zeit als nicht verlockend erscheinen ließ und daß andererseits der Geologe bei seinen Forschungen über das relative Alter der Schichten der Erdrinde auf Schritt und Tritt mit den fossilen Formen zu tun hatte, die ihm die Mittel zur Altersbestimmung an die Hand gaben und daher für seine rein chronologischen Forschungsziele von grundlegender Bedeutung waren.

Die Geschichte der Erde seit der Entstehung des Lebens auf ihr wird nach dem Vorbilde der Einteilung der „Weltgeschichte" in vier große Zeitalter oder Epochen zerlegt: 1. Urzeit (Archäozoische Epoche), 2. Altertum (Paläozoische Epoche), 3. Mittelalter (Mesozoische Epoche) und 4. Neuzeit (Känozoische Epoche). Zu diesen Erdzeitaltern tritt noch als ältestes die Präozeanische Epoche, in welche die Entstehung der festen Erstarrungskruste gelegt wird und die der Bildung geschlossener Meeresbecken vorangegangen sein muß.

Die einzelnen Zeitalter der Erdgeschichte werden in kleinere Abschnitte oder „Formationen" eingeteilt, die wieder in Unterabschnitte zerfallen; die verschiedenen aufeinanderfolgenden noch kleineren Abschnitte der letzteren werden als „Stufen" unterschieden, die wieder in „Unterstufen" und „Zonen" zerfallen.

Die Hauptabschnitte sind folgende:

Zeitalter oder Epoche	Formationen	Stufen
Känozoische Epoche	Quartärformation	Holozän (= Gegenwart = Alluvium) Plistozän (= Eiszeit = Diluvium)
	Tertiärformation	Pliozän, Miozän = Neogen (= Jungtertiär)
		Oligozän, Eozän, Paleozän = Paläogen (= Alttertiär)
Mesozoische Epoche	Kreideformation	Danien, Senon = obere Kreide
		Turon, Cenoman, Gault (= Albien) = mittlere Kreide
		Aptien, Barrêmien, Hauterivien, Valanginien, Wealden = untere Kreide = Neokom (= Hils)
	Juraformation	Tithon (Purbeck —, Portland ζ), Kimmeridge (ε, δ), Sequanien γ, Rauracien β, Oxfordien α = oberer (= weißer) Jura oder Malm
		Callovien ζ, Bathonien ε, Bajocien $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ = mittlerer (= brauner) Jura oder Dogger
		Lias α—ζ = unterer (= schwarzer) Jura oder Lias
	Triasformation	Keuper (Rhät, Hauptkeuper, Lettenkohle) = obere Trias
		Muschelkalk = mittlere Trias
		Buntsandstein = untere Trias

Zeitalter oder Epoche	Formationen	Stufen
Paläozoische Epoche	Permformation	Zechstein = Oberes Perm Rotliegendes = Unteres Perm
	Steinkohlen- oder Karbonformation	Produktives Karbon = Oberkarbon Kulm = Unterkarbon
	Devonformation	Oberdevon Mitteldevon (Eifelstufe) Unterdevon (Koblenzstufe)
	Silurformation	Gothlandien = Obersilur Ordovician = Untersilur Tremadoc = unterstes Silur
	Kambrium	Olenusstufe = Oberkambrium Paradoxidesstufe = Mittelkambrium Olenellusstufe = Unterkambrium
Archäozoische Epoche	Präkambrium	Algonkium „Kristalline Schiefer" ohne bestimmte Gliederung auf Grundlage von Fossilresten

Die älteste Epoche der Erdgeschichte, in welcher der Erdball noch nicht von Lebewesen bewohnt war, und in der sich eine Erstarrungsrinde aus Massengesteinen, also die Grundlage der Erdkruste, bildete, wird als die Präozeanische Epoche unterschieden, während die Entstehung der kristallinen Schiefer, soweit sie aus veränderten Sedimenten hervorgegangen sind, in die Zeit der Entstehung der Meere fällt, die in die archäozoische Epoche verlegt wird. Die Gliederung und Unterscheidung der einzelnen Epochen und Formationen darf nicht als eine Einteilung der Erdgeschichte in gleichwertige, d. h. gleichlange Zeiträume betrachtet werden. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die archäozoische Epoche weitaus länger gewesen als alle anderen Formationen zusammengenommen, und ebenso war die paläozoische Epoche länger als die mesozoische und diese wieder länger als die känozoische Epoche. Daher sind auch die einzelnen Formationen untereinander durchaus ungleichwertig, was die Zeitdauer betrifft, und es darf nicht etwa die Juraformation der Tertiärformation als gleichwertige Zeiteinheit gegenübergestellt werden.

Für eine Berechnung der Zeitdauer der einzelnen Formationen, ja auch ihrer Unterabteilungen oder Stufen fehlt uns jede Grundlage. Es scheint nur aus allen Untersuchungen mit Sicherheit hervorzugehen, daß es sich um Zeiträume von außerordentlich langer Dauer handelt, für die uns in der Gegenwart der Maßstab fehlt. Aus der Mächtigkeit der einzelnen Schichten, welche die Schichtgruppen der verschiedenen Formationen zusammensetzen, darf nicht auf eine bestimmte Zeitdauer der Ablagerung geschlossen werden, da die Mächtigkeit der einzelnen Gesteinsgruppen von sehr verschiedenen Faktoren abhängig ist.

Es ist zwar versucht worden, die für die Umformung einer Art oder Gattung in eine andere notwendige Zeitspanne als gleich groß

anzusetzen und diesen Wert zur Berechnung der Länge der geologischen Zeiträume zu verwenden, doch sind diese Versuche als gänzlich fehlgeschlagen zu bezeichnen, da das Tempo der phylogenetischen Entwicklung von verschiedenen äußeren Faktoren abhängt, die sich unserer Beurteilung entziehen. Die Entwicklung ist in einzelnen Stämmen schneller, in anderen langsamer vor sich gegangen, und selbst innerhalb derselben Stämme hat die Entwicklung Perioden einer langsameren und schnelleren Umformung aufzuweisen.

Das Auftreten von „Leitfossilien", die für den Ausbau der stratigraphischen Geologie eine so außerordentliche Bedeutung besitzen, hat nur in geographisch enger begrenzten Gebieten seine große Wichtigkeit für die Unterscheidung der durch sie gekennzeichneten Schichten, verliert aber an Wert, wenn wir ein bestimmtes „Leitfossil" über die ganze Erdoberfläche zu verfolgen versuchen. Man hat dabei vielfach den Einfluß der Veränderung des Charakters einer Fauna durch Einwanderer übersehen. Aus dem Auftreten einer und derselben Gattung in räumlich weit voneinander entfernten Gebieten darf noch nicht der Schluß auf die Gleichalterigkeit der Schichten gezogen werden, in denen die fossilen Reste dieser Gattung auftreten, da ja die Entstehung einer solchen weltweit verbreiteten Gattung zunächst in einem enger begrenzten Gebiete erfolgt sein kann, aus dem sich dann die Angehörigen dieser Gattung als verschiedene Arten radial nach verschiedenen Richtungen über die Erdoberfläche ausgebreitet haben können, und dieselbe Erscheinung kann sich auch auf ganze Faunen erstrecken. Für derartige Erscheinungen hat uns insbesondere die Paläozoologie der Wirbeltiere sehr wertvolle Aufschlüsse gebracht, die uns davor warnen, vorschnelle Schlußfolgerungen auf zeitliche Identität von Ablagerungen zu ziehen, weil das Auftreten einer Art in einem bestimmten Gebiete durch den Zeitpunkt ihrer Einwanderung bestimmt sein kann, der keineswegs überall auf der Erdoberfläche derselbe ist und gewesen ist, und der keineswegs mit dem Zeitpunkt ihrer Entstehung zusammenzufallen braucht.

Ebenso wie das erste Auftreten einer Form in einem bestimmten Lebensgebiete keinen Aufschluß darüber zu geben vermag, ob diese Schichte, in der ihre Reste liegen, mit einer anderen gleichalterig ist, in der sich dieselbe oder eine nahe verwandte Form findet, so gilt das gleiche auch für den Zeitpunkt des Aussterbens einer solchen Form, da sie nicht überall auf der Erdoberfläche gleichzeitig verschwunden sein muß, sondern sich auch da und dort als Relikt noch länger erhalten haben kann, wie wir ja aus der Verbreitung der heutigen Tierwelt ersehen. So können Funde von Mastodonzähnen in Tertiärablagerungen Mitteleuropas unter der Voraussetzung primärer Lagerung zwar einen sicheren Schluß auf das Alter einer solchen Schichte gestatten, auch wenn ein solcher Zahn der einzige Rest aus einem seinem Alter nach unbestimmten und erst zu bestimmenden Gestein ist, weil die Mastodonten in Europa die Tertiärzeit nicht überlebt haben, aber es geht nicht an, dies auf das Vorkommen von Mastodon in Nordamerika zu übertragen, da wir wissen, daß diese Gattung hier noch in der Eiszeit lebte. So wie die Muschelgattung Trigonia, die im Jura und in der Kreide in Europa weit verbreitet und sehr häufig war, seit dieser Zeit aber außerordentlich stark in ihrer Verbreitung eingeschränkt worden ist und sich heute nur mehr

sehr selten im Seichtwasser des Pazifischen Ozeans (Neuseeland) findet, für die Jura- und Kreideschichten Europas ein treffliches Leitfossil darstellt, aber für jüngere Bildungen Ostasiens diese Bedeutung nicht besitzt, so gilt dies auch für sehr viele andere, ja für die meisten anderen Tiere, so daß der Wert der Leitfossilien sehr herabgesetzt erscheint, wenn wir sie als Leitfossilien für eine bestimmte Formation oder den Abschnitt einer solchen über die ganze Erde hin betrachten wollten.

14. Der Einfluß der Paläozoologie auf den Ausbau der Systematik.

Als man die ersten fossilen Arten als solche erkannt hatte und sie in das System der lebenden Tiere einzufügen versuchte, war man noch nicht zum Bewußtsein gekommen, daß der auf die lebenden Tiere allein aufgebauten Systematik durch den weiteren Ausbau der Paläozoologie eine vollständige Umwälzung drohen könnte. Unschwer vermochte man auch bei der fortschreitenden Kenntnis der fossilen Arten und Gattungen sie in das System einzureihen, aber allmählich stellten sich Schwierigkeiten ein, als man gezwungen war, neue Familien und Ordnungen für einzelne fossile Tiergruppen zu errichten. Man half sich aber lange Zeit mit Einschüben in das System der lebenden Tierwelt, ohne daß es den Systematikern zum Bewußtsein gekommen wäre, daß das System der lebenden Tiere nur den in der Gegenwart gezogenen Querschnitt durch den Stammbaum des Tierreiches darstellt, während ja die fossilen Formen, in diesen Horizontalquerschnitt hineingezwängt, nur eine unrichtige Projektion eines Stammbaumquerschnittes aus früheren Zeiten der Erdgeschichte darstellen können, der mit dem Ausbau unserer Kenntnisse von den fossilen Formen nur ein ganz verzerrtes Bild von den tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen der einzelnen Stammeslinien untereinander zu liefern imstande ist.

Solange die „Diagnose" der einzelnen Familien und Ordnungen der Tierklassen auf die lebenden Typen aufgebaut war, half man sich bei der Entdeckung einer neuen Gattung mit der Aufstellung einer „neuen" Familie. Dies wurde auch in jenen Fällen durchgeführt, in denen die genetischen Zusammenhänge zwischen den bisher bekannt gewesenen lebenden Formen und der fossilen Gattung klar zutage traten. Mit der Zeit mußte aber dieser Vorgang zu einer durchaus unnatürlichen Gruppierung und zu einer Durchreißung von sichergestellten phylogenetischen Verbänden führen. Viele Autoren halfen sich daher damit, daß die Diagnosen der Familien historisch, d. h. genetisch formuliert wurden, so daß sowohl sehr tief organisierte wie sehr hoch spezialisierte Gattungen in einer einzigen Familie vereinigt werden konnten.

Weder der eine noch der andere Ausweg vermochte jedoch die immer mehr anwachsenden Schwierigkeiten in der Aufstellung eines „natürlichen" Systems erfolgreich zu bekämpfen. Es konnte durch keinen der beiden Auswege zum Ausdruck gebracht werden, daß die verschiedenen Stammeslinien gegen unten zu konvergieren und in einer gemeinsamen Wurzel zusammenlaufen. Da die lebende Tierwelt, wie schon betont wurde, einen horizontalen Querschnitt durch den Stammbaum darstellt, während die vorzeitliche Tierwelt sich in vertikalen, d. h. phylogenetischen Linien anordnet, so war es nicht mehr möglich, beide Gesichtspunkte zu vereinigen und das System

in einheitlicher Form derart auszubauen, daß es beiden Ansprüchen gerecht werden konnte, nämlich einerseits ein Bild von den Verwandtschaftsverhältnissen der auf dem jüngsten Horizontalquerschnitt des Stammbaumes liegenden lebenden, kleineren und größeren Gruppen des Tierreiches zu geben und andererseits den Verlauf der Stammesgeschichte im selben System zum Ausdruck zu bringen. Unser System verlangt scharfe Grenzen, auch dann, wenn sie die sichergestellten genetischen Verbände durchreißen. So sah man sich genötigt, zur Schaffung von neuen systematischen Kategorien zu schreiten und Ahnengruppen aufzustellen, um das Auseinanderstreben der einzelnen Stammeslinien aus einer Wurzelgruppe zum Ausdruck bringen zu können.

Da uns die Paläozoologie über die Entstehung der großen Kategorien des Tierreiches bisher keine Aufschlüsse bringen konnte und vielleicht, soweit dies die niederen Tiere betrifft, wohl auch nie bringen wird, weil die Zerteilung in die Hauptgruppen viel weiter zurückreicht als die ältesten fossilführenden Formationen und weil ferner die tiefer organisierten Tiere weichkörperig waren und somit die Möglichkeiten für ihre Fossilwerdung sehr geringe gewesen sind, so sind wir bei dem Ausbau der Stammesgeschichte und der Systematik nur auf die jüngeren Gruppen des Tierreiches und auf die kleineren systematischen Kategorien angewiesen. Immerhin haben die paläozoologischen Forschungen uns schon heute über so viele Fragen der Stammesgeschichte Aufklärung gebracht, daß wir zu sehr wesentlichen Erweiterungen der Systematik gezwungen worden sind. Trotzdem werden wir uns darüber stets im klaren sein müssen, daß ein Kompromiß zwischen Systematik und Stammesgeschichte zwar ein erstrebenswertes, aber kaum erreichbares Ziel darstellt.

15. Die Geschichte der Paläozoologie.

Die Paläozoologie ist einer der jüngsten Zweige der biologischen Forschung. Freilich sind die fossilen Reste schon sehr frühzeitig aufmerksamen Beobachtern aufgefallen, wie Schmuckgegenstände aus paläolithischer und neolithischer Zeit beweisen; Beispiele dafür sind die durchbohrten tertiären Schneckengehäuse aus dem Löß von Krems in Niederösterreich, die als Halsschmuck getragen worden sein dürften, und der aus zahlreichen Steinkernen von Turritellen bestehende Halsschmuck aus dem belgischen Neolithikum. Aus der späteren La-Tèneperiode der prähistorischen Kulturgeschichte liegt sogar eine ganze Sammlung von 58 Konchylienarten aus dem Oligozän von Bernburg in Anhalt vor, die in einer Aschenurne als Grabbeigabe entdeckt wurden. Jede fossile Art ist in ein bis zwei Stücken vertreten, und außerdem hatte der Besitzer seiner Sammlung noch einige rezente Mittelmeerschnecken beigefügt. Aus derartigen Funden ist ersichtlich, daß schon in sehr früher Zeit fossile Reste Beachtung fanden. Auch die Knochen und Zähne großer vorzeitlicher Säugetiere fielen schon im frühen Altertum den Beobachtern auf, wurden aber meist als die Überreste gigantischer Vorfahren von Menschengestalt gedeutet. So entstanden die Sagen von den Titanen und Giganten, und so läßt sich die Sage von den einäugigen Zyklopen mit großer Wahrscheinlichkeit mit Funden eiszeitlicher Elefantenschädel in sizilianischen Knochenhöhlen in Zusammenhang bringen. Die häufigen Funde eiszeitlicher großer Säugetiere, namentlich von Mammutknochen

und Mammutzähnen wurden teils als Reste von „Riesen", teils als „Lindwürmer" und „Drachen", teils als „Einhörner" gedeutet. Daß es sich in diesen Resten um die Überbleibsel großer, vorweltlicher und seither ausgestorbener Tiere handeln könnte, wurde von unseren Vorfahren kaum in ernstere Erwägung gezogen. Dagegen boten derartige Funde eine immer neue Quelle für die Entstehung und den Ausbau von Tierfabeln und Riesensagen.

Allerdings waren schon in früher Zeit Stimmen laut geworden, die für die tierische Natur der fossilen Reste eintraten. Schon Xenophanes (etwa um 600 v. Chr.) schloß aus dem Vorkommen fossiler Konchylien in Syrakus, Malta und Paros auf einen früheren schlammigen Zustand der Erdoberfläche. Diese Anschauungen blieben indessen ganz vereinzelt und fanden wenig Beachtung. Die aus dem Altertum überlieferte und von der Scholastikerzeit des Mittelalters gedankenlos übernommene und weiter ausgebaute Lehrmeinung hielt die „Versteinerungen" für Produkte der Aristotelischen „Generatio aequivoca"; man betrachtete sie als Erzeugnisse einer dem feuchtwarmen „Urschlamm" innewohnenden schöpferischen Kraft, der „Vis plastica" oder „Virtus formativa" und sah in den oft sehr sonderbar gestalteten Fossilresten nur „Lusus naturae" oder „Naturspiele", die innerhalb der Gesteine entstanden sein sollten. Bis in die Mitte des XVIII. Jahrhunderts hinein war diese Deutung der Fossilreste, und zwar sowohl der pflanzlichen wie der tierischen Überreste aus früheren Erdzeitaltern die herrschende, und sie erhielt ihren Todesstoß erst mit dem Zusammenbruche der Theorie von den berühmten Würzburger Naturspielen oder „Figurensteinen", die von Johannes Bartholomaeus Beringer in einem stattlichen Folioband (1726) beschrieben worden waren. Die Abhandlungen über die Naturspiele füllen viele Bände.

Nachdem die Erkenntnis durchgedrungen war, daß es sich in den fossilen Resten um nichts anderes als um die Leichenteile von Lebewesen handelt, die früher die Erde bewohnt haben, war ein wichtiger Schritt vorwärts getan. Allerdings hielt man die Fossilreste nunmehr für Zeugen der Sintflut oder des „Diluviums", und an diese Zeit der Beurteilung der Fossilien erinnert noch heute die Bezeichnung des „Diluviums" für die Eiszeit. Langsam reifte aber die Erkenntnis, daß viele Reste noch älter als die Sintflut sein müssen, und man sprach daher von „vorsintflutlichen" oder „antediluvianischen" Tieren, eine Bezeichnung, die sich gleichfalls noch bis heute im Volke erhalten hat.

Einen weiteren und sehr wesentlichen Fortschritt in der Kenntnis der Fossilreste brachten die Studien über die Aufeinanderfolge von Schichten, die durch gewisse Fossilien gekennzeichnet sind. Diese von dem englischen Ingenieur William Smith, dem „Vater der Geologie" (1769—1839) begründete Schichtenlehre oder Stratigraphie wirkte auf die Erforschung der fossilführenden Gesteine außerordentlich fördernd ein. Der einzige, allerdings nicht unbedeutende Nachteil dieser Forschungsrichtung bestand darin, daß zwar an dem Ausbau der Stratigraphie eifrigst gearbeitet wurde, dabei aber die Frage nach den Beziehungen der fossilen Überreste zu den lebenden Organismen fast ganz in den Hintergrund geschoben wurde. Da sich die Zoologen mit den Fossilresten nicht oder nur wenig beschäftigten, ging die Untersuchung derselben ausschließlich in die Hände der Geognosten, wie man die Geologen damals nannte, über. Erst dem

Begründer der modernen Paläozoologie, Georg Cuvier (1769 bis 1832) war es vorbehalten, auf die große Bedeutung der fossilen Reste für die Frage nach dem Verständnisse der lebenden Wirbeltiere hinzuweisen und eine Paläozoologie auf vergleichend-anatomischer oder morphologischer Grundlage zu schaffen. Damit war der Erforschung der Fossilreste, die sich früher fast ausschließlich auf die Feststellung ihres relativen, d. h. geologischen Alters beschränkt hatte und somit chronologische Ziele verfolgte, ein neuer Gesichtspunkt für ihre Entwicklung vorgezeichnet.

Der Umstand jedoch, daß zu dieser Zeit die Untersuchung der Fossilreste in den Händen der Geologen lag, denen es hauptsächlich darum zu tun war, in ihnen „Leitfossilien" festzustellen, bedingte es, daß sich die Umwandlung der Wissenschaft von den Fossilresten aus einer rein stratigraphischen Zwecken dienenden „Petrefaktenkunde" zu einer biologischen Wissenschaft nur sehr langsam vollzog. Noch heute sind die Überlieferungen aus dieser Zeit nicht gänzlich überwunden, und als ein Beweis dafür sind die zahlreichen Abhandlungen zu betrachten, die jedes Jahr über fossile Reste veröffentlicht werden, ohne daß die für ihre Erforschung notwendigen Grundlagen zoologischer Kenntnisse bei den betreffenden Autoren vorhanden sind.

Der große Aufschwung der Abstammungslehre, der durch die bahnbrechenden Werke Darwins eingeleitet wurde, hat sich erst spät auf dem Gebiete der Paläozoologie geltend gemacht, obwohl es naheliegend gewesen wäre, so rasch als möglich unter den fossilen Organismen nach Beweisen für oder gegen die Abstammungslehre zu suchen. Erst Woldemar Kowalevsky (1843—1883) kann als der Begründer der phylogenetischen Forschungsmethode in der Paläozoologie bezeichnet werden, und mit seinen Arbeiten setzt gleichzeitig eine neue Periode des Aufschwungs der morphologischen Forschung auf paläozoologischem Gebiete ein. Die großen Erfolge der Paläozoologie seit dem Erscheinen des Hauptwerkes Kowalevskys (1874) sind dem Ausbaue und der Vertiefung der morphologischen Forschungsrichtung zuzuschreiben, wodurch die Paläozoologie endgültig aus den Fesseln der Geologie befreit wurde und sich als ein selbständiger Zweig der Zoologie zu entfalten vermochte.

Die Zeit, da rein phantastische Vorstellungen in der Beurteilung der vorzeitlichen Tiere maßgebend gewesen sind, ist also, wie wir gesehen haben, zunächst von einer Entwicklungsperiode abgelöst worden, in der rein chronologische, d. h. stratigraphische Gesichtspunkte im Vordergrund des Interesses standen. Auf diese Zeit folgt die morphologische Entwicklungsperiode der Paläozoologie in enger Verbindung mit phylogenetischen Betrachtungen und Untersuchungen. Erst in den letzten Jahrzehnten ist noch ein weiterer Gesichtspunkt bei dem Ausbaue der Paläozoologie für die Untersuchungsrichtungen dieser Wissenschaft maßgebend geworden. Louis Dollo in Brüssel hat zuerst in einer Reihe von Spezialuntersuchungen physiologische und ethologische Probleme auf paläozoologischem Gebiete in Angriff genommen und gezeigt, daß für die Erforschung der Lebensweise der fossilen Tiere und ihrer Anpassungen an die Umwelt noch ein weites Feld offensteht. O. Abel hat (1912) diesen ganzen Fragenkomplex unter dem Namen „Paläo-

biologie" zusammengefaßt und die Grundlinien der paläobiologischen Forschungsmethoden dargelegt.

Die ersten und wichtigsten Ergebnisse der Paläozoologie sind sowohl auf morphologischem, wie auf phylogenetischem und auch auf paläobiologischem Gebiete bei der Gruppe der Wirbeltiere erzielt worden. Die Ursachen dafür sind darin zu suchen, daß das Skelett der Wirbeltiere in ungleich höherem Grade, als dies bei den Hartteilen der übrigen Tiergruppen der Fall ist, als eine zuverlässige Grundlage zur Beurteilung der Gesamtorganisation angesehen werden kann. Nur bei den Echinodermen und Arthropoden, sowie, freilich in viel beschränkterem Ausmaße, auch bei den Cephalopoden, können uns die erhaltungsfähigen Hartteile der Organismen einen Schluß auf die Organisation der fossilen Formen und dadurch Schlüsse auf ihre genetischen Beziehungen untereinander gestatten. Einzelne Versuche, die bei der paläobiologischen Erforschung der Wirbeltiere angewendeten und erprobten Methoden auch auf andere Gruppen des Tierreiches zu übertragen, berechtigen zu der Hoffnung, daß auf diesem Wege, der erst in seinen Anfängen beschritten ist, noch viele Aufklärungen gewonnen werden können.

Das Material, auf das sich die Untersuchungen der Paläozoologie gegenwärtig erstrecken, ist ein gewaltiges; die Zahl der bisher unterschiedenen fossilen Arten hat die Ziffer 100 000 überschritten. Unausgesetzt kommen wir zur Kenntnis neuer Formen durch die Ausdehnung und Organisation der Sammeltätigkeit und die Durchforschung von noch ungenügend bekannten Gebieten. Sammelexpeditionen, die namentlich im Gebiete der Vereinigten Staaten Nordamerikas außerordentliche Erfolge aufzuweisen haben, brachten uns Kenntnis von einer Fülle ausgestorbener Formen, und es steht zu hoffen, daß uns besonders die noch sehr mangelhafte Durchforschung Asiens und Afrikas bei ihrem weiteren Ausbaue über viele heute noch völlig dunkle Probleme der Tiergeographie und der Stammesgeschichte Aufklärung bringen wird. Schon jetzt darf aber das in früherer Zeit vielfach gebrauchte Schlagwort von der „Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung" nicht mehr in dem Sinne wie noch zur Zeit Darwins verstanden werden, da das Untersuchungsmaterial der Paläozoologie seither in unerwartetem Maße angewachsen ist und uns einen viel tieferen Einblick in die Vorgeschichte der Tierwelt gestattet, als dies noch vor einem halben Jahrhundert der Fall war.

16. Paläozoologische Literatur.

Die Literatur des Gebietes ist außerordentlich umfangreich, aber leider in einer Unzahl kleiner und großer Zeitschriften zersplittert, die das Aufsuchen der Einzelarbeiten sehr erschweren. Der wertvollste Wegweiser zur Aufsuchung der älteren Literatur ist das große (vierbändige) „*Handbuch der Paläontologie*" (*Paläozoologie*) von Karl Alfred von Zittel (1876—1893). Einen Auszug aus diesem Handbuche, der später in abgeänderter Form mit Zusätzen von C. R. Eastman in englischer Sprache (1900) erschien, da er noch immer als das beste Bestimmungsbuch für fossile Tierreste gelten kann, stellen die „*Grundzüge der Paläontologie* (*Paläozoologie*)" dar, die zuerst in einem Bande (1895), später in zwei Bänden erschienen und bereits in mehreren Auflagen vorliegen, die von F. Broili, E. Koken und M. Schlosser bearbeitet wurden. Der Charakter der „*Grundzüge*" Zittels ist der eines möglichst

vollständigen Kataloges der fossilen Gattungen. Eine gedrängte Übersicht der Familien der fossilen Wirbellosen und Wirbeltiere gibt das zweibändige „*Lehrbuch der Paläozoologie*“ von Ernst Stromer von Reichenbach (Leipzig und Berlin 1909—1912), das ausführliche Literaturangaben bringt. Eine Übersicht der Leitfossilien geben E. Koken („*Die Leitfossilien*“, Leipzig 1896) und, in populärer Form, E. Fraas („*Der Petrefaktensammler*“, Schriften des Deutschen Lehrervereins für Naturkunde, XXV. Bd., 1910). Für die fossilen Wirbeltiere bildet das Buch von A. Smith-Woodward („*Outlines of Vertebrate Paleontology for Students of Zoology*“, Cambridge, 1898) eine gute, wenn auch bei dem raschen Fortschritte dieses Forschungszweiges etwas veraltete Einführung. Neuere Werke über die Paläontologie der Wirbeltiere sind die von O. Abel („*Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere*“, Stuttgart 1912, „*Die Stämme der Wirbeltiere*“, Leipzig, 1919, „*Die vorzeitlichen Säugetiere*“, Jena, 1914) und Henry Fairfield Osborn („*The Age of Mammals*“, New York, 1910). Das „*Handwörterbuch der Naturwissenschaften*“ (Jena, bei G. Fischer) enthält zahlreiche Aufsätze über die verschiedenen Gruppen der fossilen Tiere von J. F. Pompeckj u. a. Eine wichtige Literaturquelle ist die Bibliographie und der Katalog der fossilen Wirbeltiere Nordamerikas von O. P. Hay („*Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America*“, Bulletin No. 179 of the U. S. Geological Survey, Washington, 1902). Für das Gesamtgebiet der Literatur über fossile Tiere gibt der „*Zoological Record*“ in jährlichen Ausgaben über die Neuerscheinungen auf dem Gebiete der paläozoologischen Literatur Auskunft, während das „*Neue Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*“ (Stuttgart) keine lückenlose Übersicht der paläontologischen Literatur, sondern nur eine gelegentliche Auswahl derselben bietet.

Werke geschichtlichen Inhalts sind die „*Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des XIX. Jahrhunderts*“ von K. A. von Zittel (München und Leipzig, 1899) und O. Abel („*Paläontologie und Paläozoologie*“ in „Kultur der Gegenwart“, III., IV., 4., Leipzig, 1914).

Spezielle Paläozoologie.

Die Stämme des Tierreiches.

Die Paläozoologie ist nicht in der Lage, uns über die Verzweigung der großen Gruppen des Tierreiches und über ihre gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse Aufschluß zu geben; nur bei den jüngeren Gruppen, und zwar bei jenen, deren erhaltungsfähige Hartteile einen Schluß auf die innere Organisation zulassen, wie z. B. bei den Echinodermen (Stachelhäutern) und bei den Wirbeltieren, liegt der Fall günstiger. Wir sind daher bei den Forschungen über die Stammesgeschichte der großen Gruppen des Tierreiches ausschließlich auf die Morphologie bzw. die Embryologie der rezenten Formen angewiesen.

Das gesamte Tierreich wird in zwei große Gruppen oder Unterreiche zerlegt, in das der Protozoen und das der Metazoen. Der Hauptunterschied besteht darin, daß die Protozoen einzellige Tiere ohne Keimblätter und Gewebsbildung, die Metazoen mehrzellige Tiere mit Keimblättern und Gewebsbildungen sind. Differenzierte Gewebe oder Organe fehlen bei den Protozoen noch vollständig; der Körper besteht aus einer einzigen, bisweilen, wie bei den erloschenen Nummuliten, sehr großen, bis zu 10 cm im Durchmesser haltenden Zelle, deren Protoplasma die Nahrung durch ausstreckbare und zurückziehbare Fortsätze, die Pseudopodien, an irgendeiner beliebigen Körperstelle oder an einer besonders differenzierten Stelle in sich aufnimmt, die als „Zellmund" (Cytostom) bezeichnet wird und der ein „Zellafter" (Cytopyge) entspricht. Bei vielen Protozoen scheidet der Körper eine Zellhülle aus, wie bei den Foraminiferen oder bei den Radiolarien, die entweder aus Chitin oder aus Kalk oder aus Kieselsäure besteht und zuweilen auch durch agglutinierte Fremdkörper verfestigt wird. Die Protozoen leben meist allein, doch mitunter findet auch eine Vereinigung mehrerer Individuen zu Kolonien statt, wie bei den stockbildenden Foraminiferen aus der Gruppe der Nubekularien. Ihre Lebensweise ist entweder benthonisch, d. h. die Tiere leben kriechend oder festsitzend auf dem Boden der Gewässer (die Mehrzahl der Protozoen ist marin), oder sie führen eine planktonische Lebensweise, d. h. sie schweben und treiben passiv im Wasser; andere, wie z. B. die Ciliaten, sind dagegen einer sehr energischen Eigenbewegung fähig. Andere Protozoen leben parasitisch, d. h. als Schmarotzer in anderen Organismen. Eine größere Bewegungsfreiheit, wie sie den freischwimmenden oder nektonischen höheren Tieren zukommt oder wie sie sich bei den kriechenden, laufenden, grabenden, springenden, kletternden, fliegenden, schlängelnden und wühlenden Landtieren findet, fehlt fast allen marinen Protozoen.

Im Gegensatz zu den Protozoen besteht der Körper der Metazoen aus zahlreichen Zellen, ist aus Keimblättern aufgebaut und in Gewebe

und Organe differenziert, die verschiedene Funktionen haben. Im einfachsten Falle erscheint der Körper als ein sackartiger, d. h. an einem Ende offener, am anderen geschlossener Schlauch, der aus zwei Zellenschichten und einer dazwischen liegenden zellenlosen Schichte besteht. Die äußere Zellenschichte wird (bei den Coelomata) als das Ektoderm, die innere als das Entoderm, die dazwischenliegende als das Mesoderm bezeichnet.

Über die Herkunft der Metazoen von den Protozoen gibt uns die Paläozoologie keine Auskunft, da die Metazoenahnen weichkörperige Tiere gewesen sein müssen, deren Reste nicht erhaltungsfähig sind; dazu kommt, daß ihre Entstehung in eine so weit zurückliegende Zeit der Erdgeschichte fallen muß, daß wir schon aus diesem Grunde keine Antwort auf diese Frage aus der paläontologischen Forschung erwarten können. Wir sind daher ausschließlich auf die Befunde der Ontogenie oder Embryologie angewiesen. Diese lehrt uns, daß das erste Entwick-

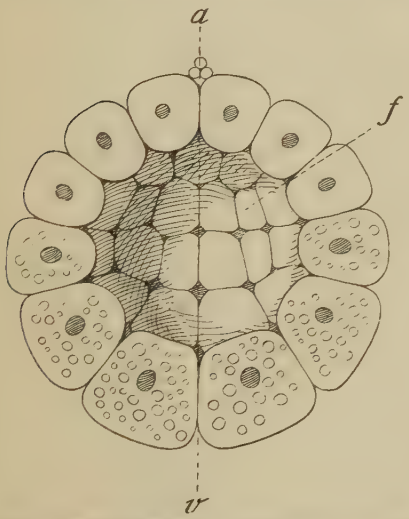


Fig. 1. Furchungsstadium einer Metazoe, in schematischem Durchschnitt. *a* = animaler Pol, *v* = vegetativer Pol, *f* = Blastocoel. (Nach *K. Heider.*)

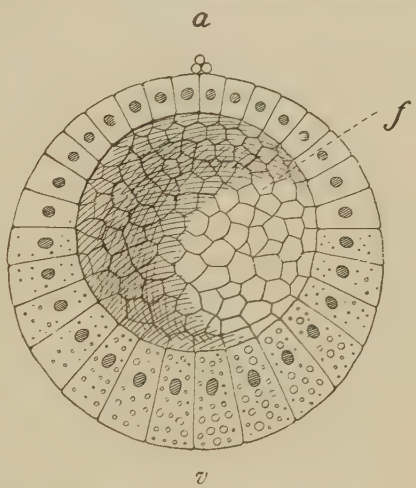


Fig. 2. Blastulastadium einer Metazoe (vgl. Fig. 1). (Nach *K. Heider.*)

lungsstadium einer Metazoe durch einen einzelligen Zustand gebildet wird, wie ihn die befruchtete Eizelle aufweist.

Durch den Vorgang der Eifurchung wird die Eizelle (Fig. 1) in eine größere Zahl von Zellen zerlegt, die einen zentralen Hohlraum umschließen, der die primäre Leibeshöhle darstellt und als Blastocoel bezeichnet wird (Fig. 1 *f*). Diese Zellen bilden, mosaikartig aneinanderschließend, die Wand des Blastocöls, und dieses Stadium, in dem erst eine einzige Zellschichte den eine Hohlkugel darstellenden Leibesraum umschließt, wird das Stadium der Blastula genannt (Fig. 2).

Durch Einstülpung der Blastula an einer Stelle, die als Urmund (= Blastoporus = Protostoma) bezeichnet wird (Fig. 3 *bp*), bildet sich der Urdarm (Fig. 3 *ud*) aus, der gegen das Innere des Blastocoels hineinwächst und die dasselbe ausfüllende Gallerte schrittweise verdrängt. Die durch die Einstülpung des Urdarms in das Innere der Blastula eingestülpte Partie der äußeren Körperschichte oder des Ekto-

derms wird zur Wand des Urdarms und differenziert sich zum Entoderm (Fig. 3 *en*). Dieses Entwicklungsstadium wird als die Gastrula bezeichnet. Es bleibt bei tiefstehenden Coelenteraten noch im erwachsenen Zustande erhalten. Zwischen Ektoderm und Entoderm findet sich statt des Blastocöls eine zellfreie Stützlamelle.

Die in der Stufenleiter der Metazoen am tiefsten stehende Gruppe sind die Spongiozoa (Schwämme), welche den Stamm der Spongiaria bilden. Die Schwämme sind fast durchwegs sessile (festsitzende) Wasserbewohner, die beinahe ausschließlich im Meere leben (in der Gegenwart lebt nur Spongilla, die auch aus dem Tertiär bekannt ist, im Süßwasser). Sie haben ein sehr bezeichnendes Merkmal im Besitz der Kragengeißelzellen, welche die Innenwand der Darmhöhle auskleiden und die durch zahlreiche Porenkanäle in das Innere der Darmhöhle gelangende Nahrung verdauen. Diese Poren ersetzen in ihrer Gesamtheit das Vorhanden-

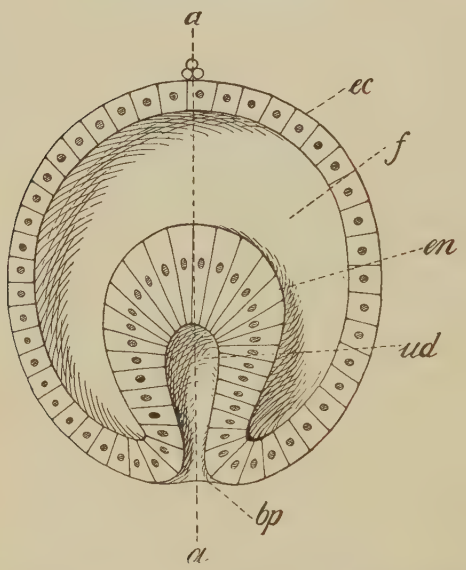


Fig. 3. Gastrulastadium einer Metazoe (vgl. Fig 1 und 2). *aa* = Hauptachse, *bp* = Urmund (Blastoporus), *ec* = Ektoderm, *en* = Entoderm, *f* = Blastocoel (primäre Leibeshöhle), *ud* = Urdarm. (Nach *K. Heider*.)

Fig 4. Schematischer Längsschnitt durch den Körper einer Spongie. *o* = Afteröffnung *p* = Poren, *t* = zentrale Leibeshöhle; der Pfeil deutet die Richtung der Wasserströmung an.

sein einer einheitlichen Mundöffnung; der Urmund ist funktionslos geworden, da das Tier mit dem Urmunde aufgewachsen und derselbe geschlossen ist. Am entgegengesetzten Ende des Körpers, dem geschlossenen Urmunde gegenüber, liegt die sekundär gebildete Afteröffnung (Anus), die als „Osculum" bezeichnet zu werden pflegt (Fig. 4 *o*). Die Spongiaria nehmen durch diese eigenartige Spezialisation eine durchaus selbständige Stellung im Tierreiche ein.

Die Kragengeißelzellen finden wir schon unter den Protozoen bei den Flagellaten, und zwar bei den Choanoflagellaten ausgebildet; dies bildet die Grundlage für die Annahme, daß die Schwämme von dieser Gruppe der Protozoen, u. z. von Flagellatenkolonien, abstammen.

Während also bei den Spongiaria der Urmund funktionslos geworden und geschlossen ist und seine Funktion von den zahlreichen

Wandporen übernommen wurde, finden wir bei den Cnidaria, welche die zweite Gruppe der Metazoen bilden, andere Verhältnisse vor. Hier wächst das Tier mit dem dem Urmunde entgegengesetzten Körperpole fest, während sich der Urmund zum definitiven Munde ausbildet. Das ist der Fall bei den Klassen der Hydrozoen und der Skyphozoen, während bei den Anthozoen oder Korallentieren eine Spezialisation in der Richtung eingetreten ist, daß der Urmund in das Innere des Körpers verlagert erscheint, wo er die Schlundpforte bildet; durch Einstülpung der Mundscheibe ist ein Schlundrohr (Stomadaeum) entstanden, das vom Ektoderm gebildet wird. Bei den freischwimmenden Ctenophoren (Kammquallen oder Rippenquallen) liegen gleichartige Verhältnisse wie bei den Anthozoen vor, obwohl diese Tiere eine freischwimmende Lebensweise führen. Sie unterscheiden sich von den Cnidarien durch das Fehlen der für diese charakteristischen Nesselzellen, weshalb die Cnidaria auch als „Nesseltiere" bezeichnet werden.

Diese drei Stämme der Metazoen (1. Spongiaria [Schwämme], 2. Cnidaria [Nesseltiere] und 3. Ctenophora [Rippenquallen]) werden in der Hauptstammgruppe der Coelenterata oder Pflanzentiere vereinigt. Der Name Coelenterata bezieht sich auf das allen Angehörigen dieser Gruppe gemeinsame Vorhandensein eines einheitlichen „Darmleibeshöhlen"-Systems, eines Coelenteron, das hauptsächlich der Ernährung dient.

An die Coelenteraten wird in der Regel eine sehr eigentümliche und in stammesgeschichtlicher sowie systematischer Stellung unsichere Gruppe angeschlossen, die man früher als die Mesozoa, jetzt aber meist als Planulozoa oder Planuloidea bezeichnet. Es handelt sich in dieser (fossil unbekannten) Gruppe um Formen, die infolge ihrer parasitischen Lebensweise sehr stark zurückgebildet sind und in ihrer ontogenetischen Entwicklung zwar das Blastulastadium erreichen, aber nicht bis zum Gastrulastadium gelangen. Als eine Übergangsgruppe zwischen den Protozoen und den Metazoen können sie keinesfalls betrachtet werden.

Den Coelenteraten steht das gewaltige Heer aller übrigen Metazoen gegenüber, das weitaus die Mehrzahl der bekannten lebenden und fossilen Formen umfaßt. Der wesentlichste Unterschied aller höheren Metazoen gegenüber den Coelenteraten besteht in der höheren Spezialisierung der mittleren Körperschichte zwischen Ektoderm und Entoderm, die als Mesoderm unterschieden wird.

Das Mesoderm der höheren Metazoen ist in morphologischer Hinsicht bei den verschiedenen großen Gruppen keineswegs gleichwertig. Bei der ersten Gruppe entsteht das Mesoderm vom Ektoderm aus, und zwar bei der Gruppe der Zygoneura (= Protostomia), also ebenso wie bei den Spongiarien und Ctenophoren, bei der zweiten Gruppe vom Entoderm aus. Wir haben somit ein Ektomesoderm und ein Entomesoderm zu unterscheiden. Im ganzen Kreise der Deuterostomia ist ein Ektomesoderm bis jetzt nicht nachgewiesen worden.

Unter den höheren Metazoen unterscheidet B. Hatschek drei große Abteilungen. Die erste wird von den schon genannten Zygoneura gebildet, die zweite von den Dipleuridia und die dritte von den Chordonia. Alle drei Abteilungen werden in dem Hauptstamm der Coelomata vereinigt.

Für diese Gruppierung sind zwei Gesichtspunkte von entscheidender Bedeutung: 1. die Larvenstadien und 2. die Lage des Urmundes zur definitiven Mundöffnung.

Die höheren Metazoen haben sehr eigentümliche Larvenformen, die insbesondere bei den Gliederwürmern (Anneliden) und Weichtieren (Mollusken) gut bekannt sind. Man nennt diese Larvenform die Trochophora.

Die Trochophora (Fig. 5), der ein afterloses Stadium (die Protrochula) vorausgeht, besitzt eine eiförmige Gestalt; die Längsachse des eiförmigen Körpers wird später zur Längsachse des Tieres. Dadurch ergibt sich die Scheidung in einen vorderen und hinteren Körperpol. Ein gürtelförmig den Körper umziehender Wimperreifen (Prototroch, *pt*) scheidet den Larvenkörper in einen vorderen und hinteren Abschnitt; die auf der Ventralseite gelegene Mundöffnung (Fig. 6 *m*) liegt hinter dem Wimperkranz. Vom Mund senkt sich der Vorderdarm (Stoma-

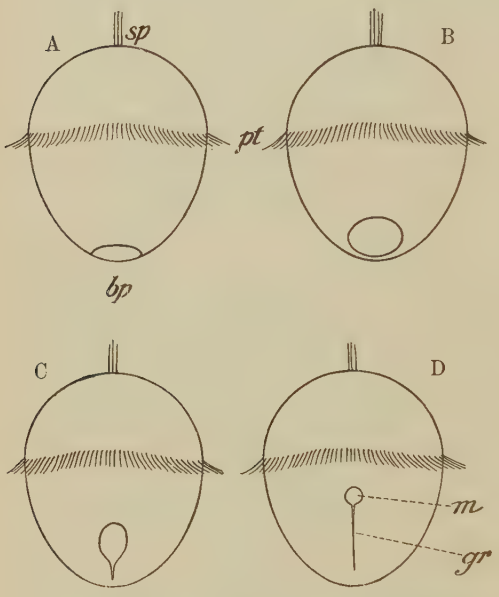


Fig. 5. Vier Entwicklungsstufen der Trochophoralarve eines Anneliden, schematisiert. Ansicht der Ventralseite. Die Stadien A—D zeigen die Verlagerung des Urmundes (Blastoporus) und seinen teilweisen Verschluß. *bp* = Blastoporus, *m* = definitiver Mund, *gr* = Verwachsungsnaht der Blastoporuslippen, *sp* = Scheitelplatte mit Wimperschopf, *pt* = Wimperkranz (Prototroch). (Nach *K. Heider*.)

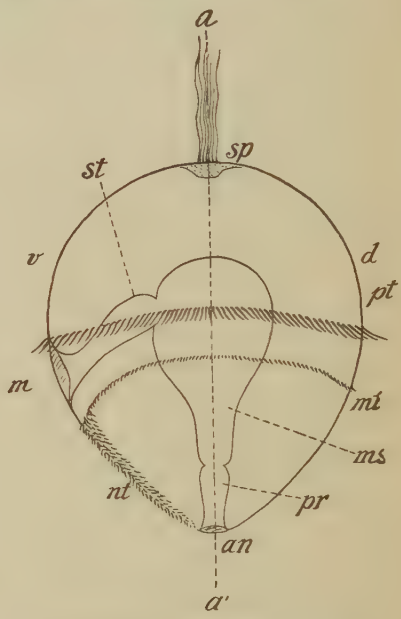


Fig. 6. Schematische Darstellung der Trochophoralarve eines Anneliden, von links gesehen. *a—a'* = Hauptachse, *v* = Ventralseite, *d* = Dorsalseite, *m* = Mund, *ms* = Mitteldarm (Mesenteron), *mt* = postoraler Wimperkranz (Metatroch), *pt* = präoraler Wimperkranz (Prototroch), *nt* = bewimperte Bauchfurche, *st* = Vorderdarm (Stomadaeum), *pr* = Enddarm (Proctodaeum), *an* = After, *sp* = bewimperte Scheitelplatte. (Nach *K. Heider*.)

daeum, *st*) in das Körperinnere, dem sich der Mitteldarm (Mesenteron, *ms*) und zuletzt der Enddarm (Proctodaeum, *pr*) anschließt, der am hinteren Körperpole mit dem After (Anus, *an*) endet. Nur der Mitteldarm geht aus dem Urdarm der Gastrula hervor, der Vorderdarm und Enddarm sind neu hinzutretende Bildungen ektodermalen Ursprunges.

Am vorderen Körperpole liegt das zentrale Nerven- und Sinnesorgan der Trochophora, die „Scheitelplatte" (*sp*).

Außer dem vor der Mundöffnung gelegenen (präoralen) Wimperkranz ist hinter derselben ein (postoraler) Wimperkranz ausgebildet, der als Metatroch (Fig. 6, *mt*) unterschieden wird, ferner eine ventrale Wimperrinne, die vom Metatroch gegen den After hin verläuft.

In der allgemeinen Beschaffenheit erinnert die Trochophoralarve der Anneliden und Mollusken an die Ctenophoren, an die auch die vierstrahlige Radiärsymmetrie der Trochophora gemahnt.

Die Trochophora hat also im Vergleiche mit der Gastrula wesentliche Veränderungen erfahren, unter denen die Verschiebung des Urmundes vom hinteren Körperpol auf die Ventralseite eine der wichtigsten ist. Dieses Larvenstadium ist der ganzen Gruppe der Zygoneura gemeinsam, in der die Unterstämme der Scolecida (niedere Würmer), Annelida (Gliederwürmer), Arthropoda (Gliederfüßer), Mollusca (Weichtiere) und Tentaculata (Kranzfühler) zu vereinigen sind.

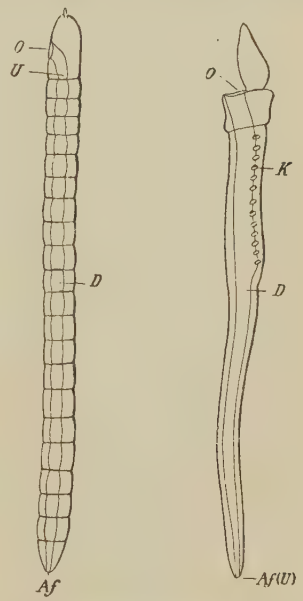


Fig. 7. Fig. 8.

Fig. 7: Schema eines *Anneliden*, Fig. 8: Schema eines *Enteropneusten* (Balanoglossus). — *O* = definitiver Mund, *Af* = After, *U* — Urmund (bei Fig. 7 Stomadaeumpforte, bei Fig. 8 After), *D* = Darm, *K* = Kiemenspalten. (Nach *C. Grobben.*)

Anders verhält sich dagegen die Entwicklung der Larvenstadien bei der nächsten Gruppe der Metazoen, die von Hatschek als die der Dipleuridia bezeichnet wird. Nur bei dieser Gruppe tritt die eigentümliche Larvenform auf, die als die Dipleurula unterschieden zu werden pflegt. Die Dipleurula ist eine hypothetische Stammform, eine Abstraktion aus den durch Beobachtung der verschiedenen Entwicklungsstufen der Echinodermen gewonnenen Erfahrungen.

Zunächst bildet sich auch bei den Echinodermen das Gastrulastadium aus dem Blastulastadium heraus. Während aber bei den Zygoneuren der Urmund auf die Ventralseite verschoben wird und sich ein sekundärer After ausbildet (Fig. 7), wird bei den höheren Formen, z. B. bei den Echinodermen, Chaetognathen und Chordatieren, der Urmund zur Afteröffnung (Fig. 8), während die definitive Mundöffnung neu angelegt wird. Dieser Gegensatz gegenüber den Zygoneura hat Grobben

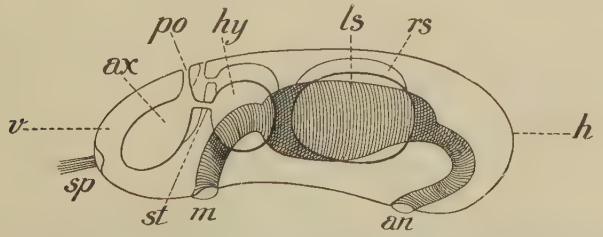


Fig. 9. Das (hypothetische) Dipleurula-Stadium der Larvenentwicklung der Echinodermen. *v—h* = primäre Längsachse. — *an* = After, *ax* = *Axocoel*, das durch den Steinkanal (*st*) mit dem *Hydrocoel* (*hy*) in Verbindung steht; diese Coelomsäcke münden jederseits mit einem dorsalen Kanal (*po* = Rückenporus der Madreporenplatte) aus. In der Rumpfregion liegt zu beiden Seiten des Magens je ein *Somatocoel* (*ls*, *rs*). *m* = Mund, *an* = Anus (After). (Nach *K. Heider.*)

bestimmt, alle höheren Metazoen als Deuterostomia zusammenzufassen, während Hatschek an Stelle der Deuterostomia die beiden Stämme der Dipleuridia und der Chordonia unterscheidet. Für diese

Trennung war die eigenartige Larvenentwicklung der Echinodermen (Dipleurula, Fig. 9) maßgebend. Die sessile Lebensweise der ältesten Echinodermen hat es wohl bedingt, daß sich ihre Spuren schon in der Larvenentwicklung bemerkbar machen. Da jedoch zwischen den Zygoneura und Deuterostomia ein durchgreifender Gegensatz in dem verschiedenen Schicksal des Urmundes zum Ausdruck kommt, der im ersten Falle geschlossen und funktionslos, im zweiten Falle aber zum After wird, während bei den Zygoneura, wie wir gesehen haben, der After eine sekundäre Neubildung darstellt, so scheint es wohl richtiger, die Kategorie der Deuterostomia aufrecht zu erhalten und die beiden Gruppen der Dipleuridia und der Chordonia als Unterabteilungen aufzufassen. In die Dipleuridia würden auch die Chaetognathen, eine kleine, durch den Pfeilwurm (Sagitta) vertretene Klasse, einzureihen sein, bei dem sich weitgehende Anpassungen an die freischwimmende Lebensweise, wie z. B. Flossen, ausgebildet finden.

Der zweite Stamm der Deuterostomia, der die höchstspezialisierten Tiere umfaßt, gliedert sich in die Tunicata (Manteltiere), die Acrania (Schädellose) und Vertebrata (Wirbeltiere).

Das System des Tierreiches ist aus nebenstehender Tabelle ersichtlich.

Aus der Tabelle geht hervor, daß von den 49 hier unterschiedenen Klassen des Tierreiches nur eine einzige (Graptolithida) allein durch fossile Reste bekannt ist, während von den übrigen 48 lebenden Klassen 31 auch fossile Vertreter in älteren oder jüngeren Formationen besitzen (so z. B. der einzige fossile Vertreter der Chaetognathen, die durch die lebende Gattung Sagitta repräsentiert sind, schon im Kambrium, aus jüngeren Formationen aber bisher noch nicht).

Die Zahl der verschiedenen, nur in fossilem Zustande bekannten Ordnungen und Familien ist dagegen sehr groß, in einzelnen Gruppen (z. B. bei den Reptilien) bedeutend größer als bei den durch lebende Ordnungen vertretenen Gruppen. Zahlreiche Seitenzweige erscheinen daher völlig ausgestorben.

Die Zahl der bisher bekannten fossilen Arten hat die Ziffer 100000 bereits überschritten und jedes Jahr bringt uns die Kenntnis weiterer bisher unbekannt gewesener fossiler Arten. Trotzdem stellt auch dieses immerhin große Heer fossiler Arten nur einen verschwindend kleinen Bruchteil aller Arten dar, die in früheren Zeiten der Erdgeschichte gelebt haben.

Erstes Unterreich: Protozoa.

Hauptstamm: Cytozoa. — Stamm: Cytomorpha.

Erste Klasse: Flagellata.

Unter den einzelligen Tieren oder Protozoen nehmen die Flagellaten oder Geißeltiere die tiefste Stelle ein. Allen ist der Besitz einer einzigen oder mehrerer langer Geißeln gemeinsam, welche als Bewegungsorgane und Nahrungswerkzeuge dienen.

Von dem großen Heer der rezenten Flagellaten sind es nur die beiden Familien der Coccolithophoriden und der Dictyochiden, welche fossile Reste hinterlassen haben, denn nur bei diesen treten kieselige oder kalkige Skelette auf, welche der Zerstörung Widerstand leisten. Obwohl die Coccolithophoriden jetzt meist als einzellige, zwei-

(○ = nur lebend bekannt; ● = nur fossil bekannt, ○● = lebend und fossil bekannt)

I. Unterreich: **Protozoa** (einzellige Tiere)

Hauptstamm	Stamm	Unterstamm	Klasse	Vorkommen
Cytozoa	1. Cytomorpha		Flagellata	○●
			Rhizopoda	○●
			Sporozoa	○
	2. Cytoidea		Ciliata	○●

II. Unterreich: **Metazoa** (mehrzellige Tiere)

Coelenterata	1. Spongiaria (Schwämme)		Spongiozoa	○●
	2. Cnidaria (Nesseltiere)		Hydrozoa	○●
			Scyphozoa	○●
			Anthozoa	○●
			Graptolithida	●
	3. Ctenophora (Rippenquallen)		Ctenozoa	○
	4. Planularia		Planulozoa	○
Coelomata	Zygoneura	1. Scolecida (niedere Würmer)	Platyhelminthes	○
			Aschelminthes	○●
			Entoprocta	○
			Nemertinea	○
		2. Annelida (Gliederwürmer)	Archiannelida	○
			Chaetopoda	○●
			Echiuroidea	○
			Hirudinea	○●
			Sipunculoidea	○●
			Onychophora	○
		3. Arthropoda (Gliederfüßer)	Crustacea	○●
			Arachnomorpha	○●
			Myriapoda	○●
			Insecta	○●
		4. Mollusca (Weichtiere)	Amphineura	○●
			Scaphopoda	○●
			Lamellibranchiata	○●
			Gastropoda	○●
			Cephalopoda	○●
		5. Tentaculata (Kranzfühler)	Phoronoidea	○
			Bryozoa	○●
			Brachiopoda	○●
	Deuterostomia — Dipleuridia	6. Echinodermata (Stachelhäuter)	Pelmatozoa	○●
			Asterozoa	○●
			Echinozoa	○●
		7. Enteropneusta (Schlundatmer)	Helminthomorpha	○
			Pterobranchia	○
		8. Chaetognatha (Borstenkiefer)	Sagittoidea	○●
	Deuterostomia — Chordonia	9. Tunicata (Manteltiere)	Copelata	○
			Tethyodea	○
			Thaliacea	○
		10. Acrania (Schädellose)	Leptocardia	○
		11. Vertebrata (Wirbeltiere)	Cyclostomata	○
			Pisces	○●
			Amphibia	○●
			Reptilia	○●
			Aves	○●
			Mammalia	○●

geißelige pflanzliche Flagellaten angesehen werden, die sich auf dem Wege der Schwärmsporenbildung vermehren, so mögen sie doch mit Rücksicht auf ihre Bedeutung als Gesteinsbildner hier kurz besprochen werden.

Die Coccolithophoriden (Fig. 10), deren Reste in ungeheuren Mengen den Boden der heutigen Meere bedecken, sind sehr kleine, pelagisch und planktonisch lebende Organismen, deren Hauptmerkmal darin besteht, daß die, wie die Diatomeen, Chromatophoren (*c*) enthaltende Zelle eine Haut besitzt, in der zahlreiche Kalkscheibchen (Coccolithen) liegen, die nur wenige Mikromillimeter groß sind. Diese Coccolithen sind entweder durchbohrt oder undurchbohrt, als einfache, ungestielte Scheiben oder als gestielte Scheiben ausgebildet, napf- oder becherförmig, am Rande glatt oder ausgezackt usw. Nach den Formen dieser Coccolithen werden verschiedene systematische Gruppen unterschieden.

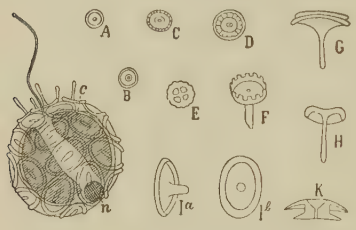


Fig. 10. Ein *Coccolithophoride* (Syracosphaera pulchra Lohm., rezent, aus dem Plankton des Mittelmeers) sowie einzelne fossile und rezente *Coccolithen* (Fig. A—K), wie sie in der Schalenhaut von Syracosphaera zu sehen sind. Sehr stark vergrößert, z. B. Fig. A 500mal, Fig. G 700mal. — *c* = Chromatophore (die beiden vorhandenen durch Schraffen bezeichnet), *n* = Nucleus (Kern). (Nach *Lohmann* u. a. aus *Stromer*.)

Die Coccolithophoriden leben nur in warmen Meeren oder in den gemäßigten Zonen und sind aus polaren Regionen bis jetzt unbekannt. Sie bevölkern nur die obersten Meeresschichten, was mit dem Vorhandensein der assimilierenden Chromatophoren in Zusammenhang steht. Einzelne Gesteine wie der Leithakalk des Wiener Beckens, die weiße Schreibkreide usw. sind erfüllt von Resten dieser Protozoen, woraus die geologische Wichtigkeit dieser Elemente des marinen Planktons hervorgeht. Obwohl einzelne Typen nur fossil bekannt sind, so genügen doch die wenigen Reste nicht, um irgendwelche stammesgeschichtliche oder systematische Folgerungen aus ihnen zu ziehen. Auch Angehörige der Familie der Dictyochiden, die heute in allen Meeren lebt und sich von den Coccolithophoriden namentlich durch den Besitz eines aus Kieselbalken bestehenden Gerüstes unterscheidet, sind aus einzelnen jüngeren Gesteinen nachgewiesen worden.

Zweite Klasse: Rhizopoda.

Der Name dieser Gruppe ist wegen der Eigenschaft aufgestellt worden, von einer bestimmten oder von beliebigen Stellen des Körpers aus wurzelartige Fortsätze vom Protoplasma aus vorzustrecken und sie wieder einzuziehen. Diese „Pseudopodien" dienen in erster Linie zur Nahrungsaufnahme, funktionieren aber auch als Bewegungsapparate, insbesondere bei den am Meeresboden und an Pflanzen usw. herumkriechenden Formen.

Fast alle Rhizopoden leben als Einzelindividuen; nur sehr selten kommt es zur Ausbildung von „Stöcken" durch ein kolonienweises Zusammenleben, wie bei den Nubeculariden, die zu den Foraminiferen gehören.

Nur jene Rhizopoden, deren Zellhaut ein hartes Skelett ausscheidet, haben sich in fossilem Zustande erhalten können; die erhaltenen Rhizopodenreste verteilen sich auf die Ordnungen der Foraminiferen und Radiolarien. Von den Heliozoen sind nur unbedeutende Reste aus diluvialen Gesteinen Schwedens und Finnlands bekannt.

Ordnung Foraminifera.

I. Allgemeine Organisation. — Für alle lebenden Foraminiferen ist der Besitz einer festen Schale um den Körper, der „Sarcode", bezeichnend. Die Schale kann außerordentlich vielgestaltig sein; sie ist in den meisten Fällen kalkig, aber ursprünglich war sie zweifellos chitinös; in seltenen Fällen (Rhabdamminidae) kann sie gallertig sein. Das Material zum Aufbau der Schale wird aber nicht nur vom Tiere selbst ausgeschieden, sondern es werden zuweilen auch Schalen aus Fremdkörpern gebildet (Spongiennadeln, Radiolarienskelette, Schlamm, Sandkörner u. dgl.), so daß es zur Bildung von kieseligen Schalen kommt.

Die Schale besteht in den einfachsten Fällen aus einem Gehäuse, das an einem Ende geschlossen, am andern aber offen ist, und zwar tritt durch diese Öffnung (Pylom) das Protoplasma in Gestalt von Pseudopodien nach außen. Im einfachsten Falle ist die Schale flaschenförmig und einkammerig (monothalam, Fig. 11). Die Mehrzahl der Foraminiferenschalen ist dagegen durch Querwände abgeteilt, so daß das Gehäuse vielkammerig wird (polythalam, Fig. 12). Die Scheidewände zwischen den Kammern bilden sich ebenso wie bei den Ammoniten im Laufe des Wachstums und nehmen in verschieden hohem Grade entsprechend dem Wachstum des Tieres an Größe und Weite zu; die Scheidewände sind von zahlreichen kleinen Öffnungen (Foramina, daher der Name Foraminiferen) durchbrochen, so daß die Verbindung zwischen den Kammern aufrecht erhalten bleibt. Die auffallende Ähnlichkeit in der allgemeinen Form der gekammerten, spiral eingerollten Gehäusetypen gewisser Foraminiferen (z. B. Fig. 13) mit den gekammerten Schalen von Cephalopoden (Nautilus, Ammoniten) hat schon frühzeitig zu der irrigen Anschauung geführt, daß die Foraminiferen als kleine Cephalopoden zu betrachten seien, eine Ansicht, die d'Orbigny ursprünglich vertrat; davon kann nun zwar keine Rede sein, aber die Entstehung analoger Gehäuseformen ist wahrscheinlich auf die gleiche Bewegungsart (Kriechen auf dem Meeresboden und an Bodenpflanzen usw.) zurückzuführen und insofern ist ein Vergleich der Cephalopoden mit den ähnlich geformten Foraminiferen berechtigt, da er uns das Verständnis der Entstehung der Gehäuseformen erleichtert.

Fig. 11. Fig. 12.

Fig. 11. Beispiel einer *monothalamen*, Fig. 12 einer *polythalamen* Foraminifere. — Fig. 11: Lagena clavata d'Orb. (Länge ca. 0,25 mm), Fig. 12: Heterostegina costata d'Orb. (Länge ca. 5 mm). (Nach *A. d'Orbigny*.)

Fig. 13. Nonionina perforata d'Orb. Durchmesser 0,20 mm. (Nach *A. d'Orbigny*.)

II. Schalensubstanz. — 1. Chitinöse Schalen. — Fast alle Süßwasserformen unter den Foraminiferen sind durch den Besitz chitinöser Gehäuse gekennzeichnet. Oft ist die Schale nur ein schwer sichtbares, dünnes Häutchen, selten ist sie dick; der Aufenthalt im Süßwasser steht mit der Ausbildung der chitinösen Schale in unmittelbarem Zusammenhang, was daraus hervorgeht, daß jene kalkschaligen Typen, die in Brackwasser oder Süßwasser einwandern, den Kalkgehalt ihrer Schale einbüßen und statt der dicken Kalkschale eine dünne chitinöse Schale erhalten. Dies ist besonders bei Arten der Gattungen Polystomella und Nonionina beobachtet worden, die ursprünglich marine

Formen sind, aber auch in brackischen und süßen Gewässern zu finden sind.

2. Kalkige Schalen. — Die kalkigen Schalen der Foraminiferen entstehen durch Einlagerung von Kalksalzen in eine chitinöse Grundmasse; es handelt sich hierbei hauptsächlich um kohlensauren Kalk, der mitunter magnesiahaltig sein kann. Zuweilen sind auch Spuren von phosphorsaurem Kalk nachzuweisen.

Die Kalkschalen der Foraminiferen unterscheiden sich durch ihre Oberflächenbeschaffenheit in zwei Gruppen. Die erste Gruppe umfaßt die weißen, porzellanartigen, stark glänzenden Gehäuse, die keine Poren tragen (Imperforata), die zweite Gruppe umfaßt die glasartig glänzenden, durchscheinenden bis durchsichtigen, von zahlreichen Poren durchsetzten Gehäuse (Perforata), und zwar sind die Poren die Außenmündungen feiner, auf die Schalenoberfläche senkrecht stehender Röhrchen, welche für den Durchtritt der Pseudopodien bestimmt sind.

Diese beiden Typen der kalkschaligen Foraminiferen wurden in der Regel bei den Versuchen einer systematischen Gruppierung einander gegenübergestellt und die auf der Beschaffenheit der Schale beruhenden Unterschiede als morphologisch wichtig betrachtet. So unterscheidet man die erste Gruppe der Imperforata als „Porcellanea", die Gruppe der Perforata als „Vitrocalcarea". Es scheint jedoch, als ob bei dieser Gruppierung und Gegenüberstellung der Einfluß des Aufenthaltsortes und der Lebensweise nicht richtig eingeschätzt worden wäre. Ebenso, wie wir bei den chitinösen und bei den kalkigen Formen gesehen haben, daß die Substanz der Schale von dem Aufenthaltsorte im Süßwasser oder im Meerwasser direkt abhängt, so scheint das gleiche auch innerhalb der marinen Formen bezüglich des Charakters der Kalkschalen (entweder imperforatporzellan oder perforat-vitrocalcar) der Fall zu sein, da z. B. festgestellt ist, daß im Oberflächenplankton ausschließlich perforierte Kalkschaler leben, denen das sogenannte „Zwischenskelett" fehlt, das bei vielen benthonischen Formen auftritt, wo es zur Verstärkung der Schale dient und die Ausbildung von Verzierungen wie Stacheln, Knoten, Rippen usw. begünstigt. Auch die Embryonalkammern von im Alter imperforaten Formen können perforiert sein (Peneroplis). Andererseits ist wieder der Besitz langer, feiner Stacheln für die planktonischen Globigerinen und Orbulinen bezeichnend, ein Schwebeapparat (Fig. 21, 22), der den benthonischen (kriechenden und festsitzenden) Foraminiferen fehlt. Da diese Beziehungen zur Lebensweise bisher noch nicht genügend gewürdigt erscheinen, so steht das System der Foraminiferen einstweilen noch auf einer sehr unsicheren Grundlage.

3. Agglutinierte Schalen. — Während die chitinösen und kalkigen Schalen der Foraminiferen von dem Tiere selbst ausgeschieden werden, ist dies bei den sogenannten „Kieselschalen" nicht der Fall. Bei bodenbewohnenden Foraminiferen — und zwar nur bei diesen — wird entweder die ganze Schale aus Fremdkörpern aufgebaut (Fig. 14), oder es überkleidet sich die chitinöse oder kalkige Schale später mit Fremdkörpern (Fig. 15), und zwar werden hauptsächlich Sandkörner, aber auch andere auf dem Meeresboden liegende kleine Objekte wie Skelettreste von Spongien, Radiolarien agglutiniert. Das Vorhandensein von agglutinierten, durch ein chitinöses oder kalkiges Zement verbundenen Fremdkörpern in der Schale beweist bei fossilen Formen unbedingt eine benthonische Lebensweise.

In wie weitem Maße die Schalensubstanz von dem Aufenthaltsorte der Tiere abhängig ist, geht aus dem Verhalten der Schalen bei der Gattung Miliola hervor: im Seichtwasser der Meeresküsten sind die Schalen kalkig, im Brackwasser chitinös, auf dem Meeresboden in größeren Tiefen kieselig (agglutiniert).

Die größte Festigkeit und Dicke erreicht die Schale der in der Brandungsregion lebenden Formen (z. B. Polystomella, Milioliden, Peneroplis); daß auch für so kleine Tiere wie Foraminiferen die Stärke der Schale eine Rolle spielt, geht übrigens auch aus dem Vorhandensein zahlreicher regenerierter Verletzungen bei diesen in den stark brandenden Gewässern lebenden Formen hervor. Auch in den Grundproben kann man massenhaft zerbrochene und wieder verheilte Foraminiferengehäuse beobachten. Bei den planktonischen Formen ist die Schale in der Regel sehr zart gebaut; sie wird überflüssig bei den im Schlamme lebenden Süßwasserrhizopoden (Amoeben). Die tropischen Formen haben die größten, die arktischen sowie Süßwasserformen die kleinsten Schalen.

Fig. 14. Haplophragmium irregulare, Römer, aus der Oberkreide Böhmens, stark vergr. (Nach *E. v. Stromer.*)

III. Schalenformen. — In den Gehäusen der Foraminiferen tritt uns eine Fülle der verschiedenartigsten Gestalten entgegen. Man hat in früherer Zeit gemeint, durch eine sorgfältige Unterscheidung der verschiedenen Körperformen der Foraminiferen zu einer Grundlage für ihre systematische Einteilung gelangen zu können, aber diese Versuche mußten sich als irrige erweisen, seitdem R. J. Schubert zeigen konnte, daß ein und dieselbe Körpergestalt von ganz verschieden gestalteten Ausgangsformen her erreicht wurde und sonach nur als die Folge einer konvergenten Anpassung zu betrachten ist. Ein Beispiel dafür ist die häufige „Gattung" Textularia (Fig. 16), die dadurch gekennzeichnet erschien, daß die vielkammerigen Schalen (sowohl kalkige, perforierte als auch agglutinierte Schalen) eine „Zopfform" aufweisen, indem die Kammern abwechselnd oder alternierend in einer Ebene angeordnet sind, und bei denen die Mündung der jüngsten Kammer einen zur Symmetrieebene der Schale senkrecht stehenden, also queren Spalt bildet. Eingehendere Untersuchungen zeigten jedoch, daß die Anfangskammern nicht bei allen „Textularien" gleichgestaltet sind, sondern daß hier mindestens drei verschiedene „Ahnenreste" in der Schale unterschieden werden müssen. Bei der ersten Gruppe sind die Anfangskammern nach drei verschiedenen Richtungen (triserial) orientiert und in schraubenförmiger Spirale eingerollt (Typus: Gaudryina, Fig. 17a), die später angesetzten Kammern aber zweizellig (biserial) orientiert; bei der zweiten Gruppe sind die ersten Windungen spiralig in einer Ebene eingerollt (Typus: Spiroplecta, Fig. 17b), aber auch hier stellt sich bei weiterem Wachstum die biseriale Anordnung der Kammern nach dem „Textularia"-Typus ein. Bei der dritten Gruppe endlich sind die Anfangskammern ähnlich wie bei Globigerina nach zahlreichen Richtungen hin (multiserial) ein-

Fig. 15. Climacammina textulariformis Möll., aus dem Oberkarbon von Moskau. $^{11}/_{1}$ der nat. Gr. (Nach *E. v. Stromer.*)

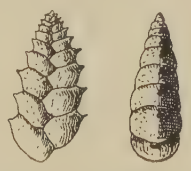


Fig. 16. Textularia Mariae d'Orb. Länge 0,50 mm. (Nach *A. d'Orbigny.*)

gerollt (Typus: Pseudotextularia Fig. 18) und ordnen sich auch dann schließlich zu dem biserialen Kammertypus der „Textularien" bei fortschreitendem Wachstum an. Hiermit ist klar bewiesen, daß die Ähnlichkeit der Körperform nur als eine Konvergenzerscheinung, aber nicht als ein Beweis für die genetische Zusammengehörigkeit solcher Foraminiferen bewertet werden darf. Ein zweiter Fall, der in gleicher Weise die Unmöglichkeit einer Systematik allein auf Grundlage der Formübereinstimmung beleuchtet, ist die „Isomorphie" der spiralig eingerollten, an gewisse Ammonitengehäuse erinnernden Schalen von Ammodiscus (Fig. 19), (einer agglutinierten Schale), Cornuspira (Fig. 20), (einer dichten Porzellanschale) und Spirillina (einer perforierten Glasschale).

Fig. 17. A: Gaudryina pupoides, d'Orb. (Nach *A. d'Orbigny*.) B: Spiroplecta annectens Park. and Jones, $^{20}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *H. B. Brady*.)

Die *Hauptschalenformen* der Foraminiferen sind folgende:

1. Flaschenform (einkammerige Gehäuse mit dickem Bauch und langer, röhrenförmiger Mündung). Beispiel: Lagena (Fig. 11). Lebensweise: planktonisch.

2. Kugeltraubenform (mehrkammerige Schalen, entweder traubenförmig aneinanderschließend oder von einer gemeinsamen Kugelschale, der letzten Kammer, umschlossen). Beispiel: Globigerina (Fig. 21), Orbulina (Fig. 22). Lebensweise: planktonisch.

Fig. 18. Pseudotextularia globulosa Ehr., Längsschnitt. — Oberkreide Ostgaliziens. (Stark vergr.) (Nach *R. J. Schubert*.)

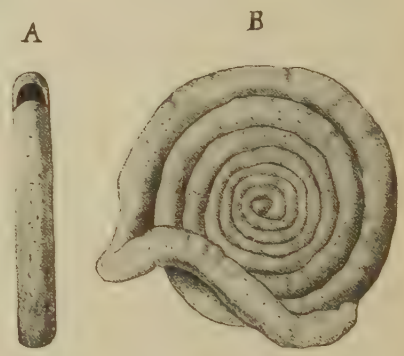


Fig. 19. Ammodiscus. (Stark vergr.) (Nach *F. Doflein*.)

3. Perlschnurform (mehrkammerige Schalen, entweder mit gerader oder schwach gebogener Achse). Beispiel für eine reguläre Perlschnurform: Nodosaria (Fig. 23), Dentalina (Fig. 23); Lebensweise: frei lebend, benthonisch. Ein Beispiel für eine irreguläre Perlschnurform, bei der die Achse der Kammern wiederholt hin- und hergebogen erscheint, ist Placopsilina (Fig. 24). Lebensweise: sessil benthonisch.

Fig. 20. „Arietentypus" einer Foraminifere: Cornuspira cretacea Reuss, aus der Oberkreide der bayrischen Alpen. (Stark vergr.) (Nach *Egger*.)

Ein Beispiel für eine Perlschnurform, die sich bei den jüngeren Kammern einer in der Jugend anders gestalteten und zwar multiserial gerollten Form herausbildet, ist Clavulina (Fig. 25).

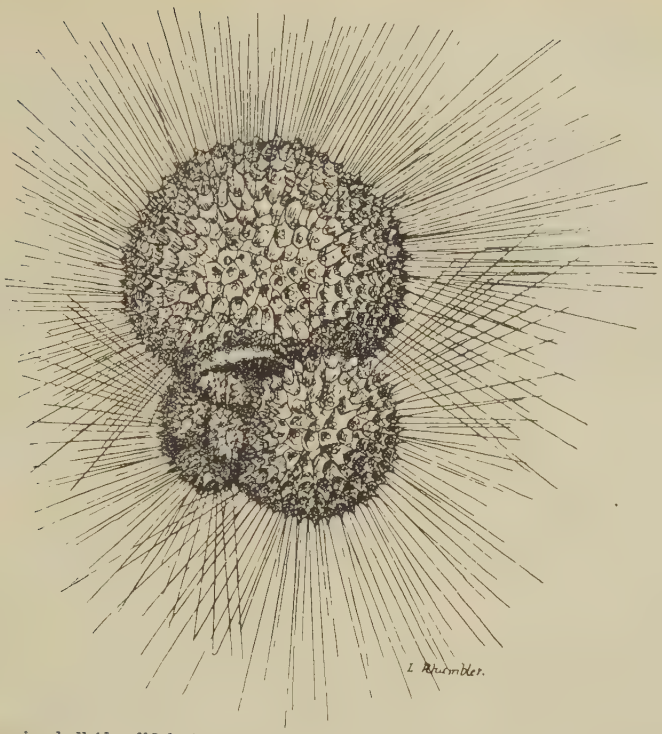


Fig. 21. Globigerina bulloides d'Orb. lebend (planktonisch), sehr stark vergr. (Nach *L. Rhumbler.*)

4. Zopfform (Kammern biserial in einer Ebene alternierend), Anfangskammern entweder in schraubenförmiger Spirale eingerollt (Gaudryina, Fig. 17A), oder spiralig in einer Ebene eingerollt (Spiroplecta, Fig. 17B), oder traubig gehäuft (Pseudotextularia, Fig. 18). Lebensweise: frei lebend, benthonisch.

5. Miliolaform. (Dieser eigenartige Typus besteht in den einfachsten Fällen aus

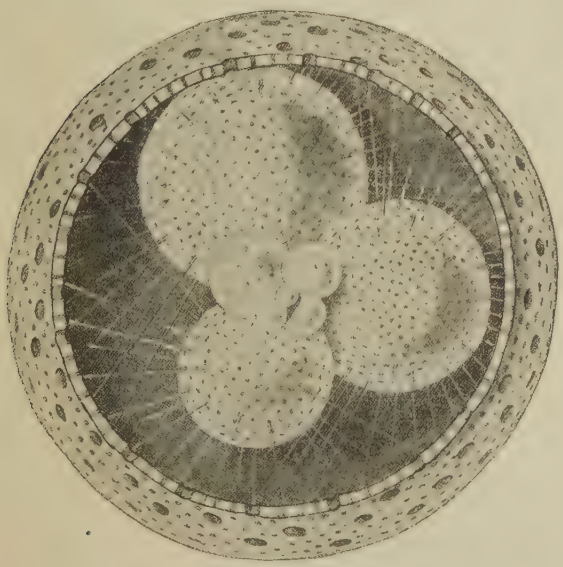


Fig. 22. Eine planktonische Orbulina: eine von einheitlicher Kugelschale umschlossene Globigerina, sehr stark vergr. (Nach *F. Doflein.*)

Fig 23. Links: Nodosaria hispida d'Orb. In der Mitte: Nodosaria rugosa d'Orb. Rechts: Dentalina elegans d'Orb. (Nach *A. d'Orbigny.*)

Kammern, die in einer Ebene gegeneinander wachsen, so daß die jüngere Kammer die ältere teilweise umfaßt, die drittewieder über der ersten zu liegen kommt und die Ränder der zweiten umfaßt usw. [Spiroloculina, Fig. 26]. In anderen Fällen erfolgt das Anwachsen neuer Kammern nicht in einer einzigen Ebene, sondern in zwei oder mehr

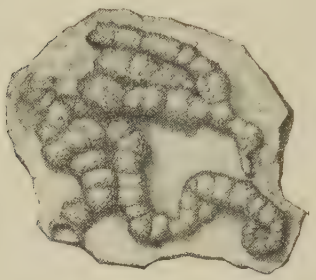


Fig. 24. Placopsilina cenomana d'Orb., auf einem Fremdkörper festgewachsen, in $^{75}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *H. B. Brady*.)

Fig. 25. Clavulina communis d'Orb. Länge 2 mm. (Nach *A. d'Orbigny*.)

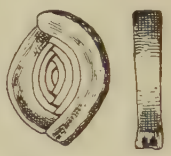


Fig. 26. Spiroloculina excavata d'Orb. Längsdurchmesser: 1 mm. (Nach *A. d'Orbigny*.)

Ebenen; so entsteht die Form Triloculina [Fig. 27], deren Kammern in drei, und die Form Quinqueloculina [Fig. 28], deren Kammern in fünf Ebenen aufgewickelt sind.) Beispiel: Miliola (im weiteren Sinne, einschließlich Triloculina, Quinqueloculina usw.). Lebensweise: freilebend, benthonisch.

Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 27. Miliola (Triloculina) gibba d'Orb. Fig. 28. Miliola (Quinqueloculina) Hauerina d'Orb. Längsdurchmesser beider Gehäuse: 0,5 mm. (Nach *A. d'Orbigny*.)

6. Schneckenform (einseitig spiral aufgerollte Schalen). Beispiel: Rotalia (Fig. 29). Lebensweise: freilebend, benthonisch.

7. Ammonitenform (bilateral symmetrisch aufgerollte, vielkammerige Schalen, Umgänge entweder sehr langsam an Größe zunehmend wie bei Cornuspira [Fig. 20] oder sehr rasch [Pavonina, Fig. 30, Heterostegina, Fig. 12]; Außenseite mitunter gekielt [Polystomella, Fig. 31] oder mit hohem Kamm versehen [Cristellaria, Fig. 32], der mit Stacheln besetzt sein kann [Robulina, Fig. 33]; oder die Außenseite gewölbt, die einzelnen Kammern mit separater Wölbung [Nonionina, Fig. 13]; Schale gerippt, gegittert, gestreift). Lebensweise: freilebend, kriechend, benthonisch.

Fig. 29. Rotalia Soldanii d'Orb., von oben, von der Seite und von unten gesehen. Durchmesser 0,25 mm. (Nach *A. d'Orbigny*.)

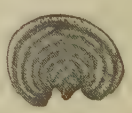


Fig. 30. Pavonina flabelliformis d'Orb., etwa in $^{17}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *H. B. Brady*.)

8. Füllhornform (Kammern in einer Ebene spiralig aufgerollt, aber die jüngeren Kammern enorm an Größe zunehmend, so daß die

Füllhornform entsteht). Beispiel: Peneroplis (Fig. 34). Lebensweise: freilebend, kriechend, benthonisch.

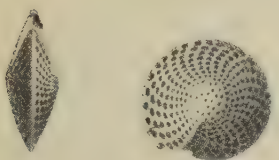


Fig. 31. Polystomella crispa Lamk. Durchmesser: 1 mm. (Nach *d'Orbigny*.)

Fig. 32.

Fig. 33.

Fig. 32: Cristellaria cassis d'Orb., Durchmesser: 6 mm.
Fig. 33: Robulina calcar d'Orb. Durchmesser: 2 mm. (Nach *A. d'Orbigny*.)

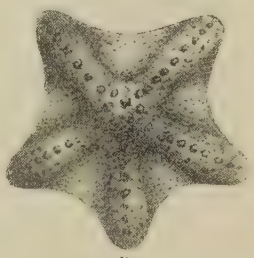
9. Scheibenform (Kammern des sehr flachen Gehäuses zuerst spiral, dann zyklisch aufgerollt, z. B. bei Orbitolites, Cyclolina, Fig. 35). Lebensweise: benthonisch.

Dieser Typus leitet hinüber zur

10. Schüsselform, bei der die Oberseite des flach auf dem Boden liegenden Gehäuses konkav ausgehöhlt, die Unterseite dagegen gewölbt erscheint. Ein Beispiel dafür ist Orbitolina concava Lamk., die für die mittlere Kreide (Cenoman) bezeichnend ist.

11. Seesternform (Schale flach, etwas ungleichseitig, in fünf Radialzacken ausgezogen, so daß die Gesamtform auffallend der

A



B

Fig. 36. Konvergenzerscheinungen zwischen Seesternen und Foraminiferen: A: Orbitoides stella Gümbel, eine Foraminifere aus dem eozänen Nummulitenkalk der bayrischen Alpen, $^5/_1$ nat. Gr. B: Orbitoides stellata Gümbel, ebendaher, $^5/_1$ nat. Gr. (Nach *C. W. Gümbel*.)

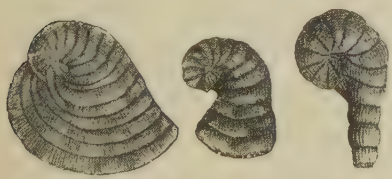


Fig. 34. Drei verschiedene Exemplare von Peneroplis pertusus Forsk., von einem und demselben Fundorte im Roten Meere, um die große Formverschiedenheit der Individuen zu zeigen. (Nach *Dreyer*.)

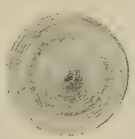


Fig. 35. Cyclolina cretacea d'Orb., aus der Kreideformation, vergr. (Nach *d'Orbigny*.)

eines Seesternes gleicht). Beispiel: Orbitoides stellata (Fig. 36). Lebensweise: benthonisch.

12. Spindelform (Schale in der Richtung der Windungsachse verlängert, dadurch eiförmig bis spindelförmig werdend, wobei sich die Kammern vollständig umhüllen). Beispiel: Alveolina (Fig. 37). Lebensweise: freilebend, benthonisch.

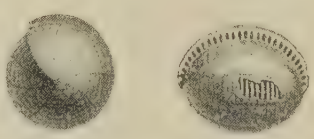


Fig. 37. Alveolina Haueri d'Orb., Durchm. 1 mm. (Nach *d'Orbigny*.)

13. Irreguläre Einzelformen (Schale aus vielen unregelmäßig aneinandergefügten Kammern bestehend, Oberseite gewölbt, Unterseite, mit der das Tier angewachsen ist, flach oder den Unebenheiten des Objektes angepaßt. Bei den Formen mit noch vorhandener schwacher Bewegungsfähigkeit [Calcarina, Fig. 38] sind Stacheln ausgebildet, die an die Stacheln der Kerunia-Symbiose [vgl. Fig. 78] er-

innern). Beispiele: Planorbulina (Fig. 39), Carpenteria (Fig. 40), Polymorphina (Fig. 41). Lebensweise: sessil, benthonisch.

14. Irreguläre Stockformen (zahlreiche, durch Knospung aus einem Muttertier hervor-

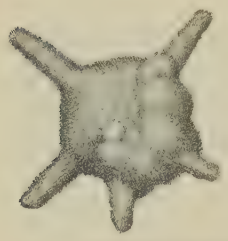


Fig. 38. Calcarina Spengleri L., in etwa $^{15}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *H. B. Brady.*)

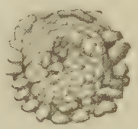


Fig. 39. Planorbulina acervalis Brady, in etwa $^{10}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *H. B. Brady.*)

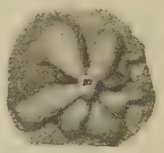


Fig. 40. Carpenteria utricularis Carter, auf einem Stein festgewachsen, in $^{3}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *H. B. Brady.*)

gegangene Individuen vereinigen sich zu einem nulliporenartigen Stocke, der ziemlich große Dimensionen erreichen kann (Nubecularia). Lebensweise: sessil, benthonisch.

Die Schalenform der Foraminiferen ist als eine Folgeerscheinung der Lebensweise, und zwar des Aufenthaltsortes und der Bewegungsart anzusehen. Dies geht vor allem daraus hervor, daß ein und dieselbe Schalenform von verschiedenen Stämmen her erreicht wird, die verschiedene Schalenformen besessen haben, bevor sie eine gleiche Gestalt erhielten. Da in der Ontogenie die von den Vorfahren durchlaufenen Entwicklungsstufen rekapituliert zu werden pflegen, wenn auch meist in sehr abgekürzter oder geänderter Form, so ist es möglich, aus dem Verhalten der Anfangswindungen von im Alter gleichgeformten Gehäusen festzustellen, daß die Herkunft der scheinbar einer einheitlichen Stammesgruppe angehörenden Tiere eine verschiedene ist.

Fig. 41. Polymorphina sororia Reuss, in etwa $^{25}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *H. B. Brady.*)

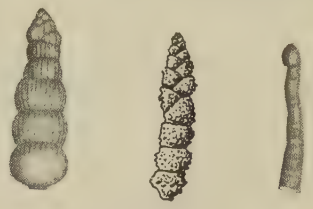
Ein sehr charakteristischer Schalentypus ist z. B. die „Gattung" Nodosaria, richtiger als „Schalentypus" zu bezeichnen. Wenn auch die Schlußkammern der verschiedenen Nodosarien in der Hauptsache ähnlich sind (es handelt sich um geradegestreckte, orthocerasartig [vgl. Fig. 42] aneinandergereihte Kammern), so sind doch die ersten Kammern sehr verschieden gestaltet. Bei genauerer Betrachtung solcher Formen entsprechen die Anfangskammern Typen, die wir bei anderen Foraminiferen im erwachsenen Zustand antreffen, so daß wir folgende Übersicht erhalten:

Gattungen:	Typus der Anfangskammern:	Typus der Endkammern:
Amphicoryne Schlumb.	= Cristellaria	→ Nodosaria
Amphimorphina Neug.	= Frondicularia	→ Nodosaria
Dimorphina d'Orb.	= Polymorphina	→ Nodosaria
Sagrina J. u. P. (Fig. 43a)	= Uvigerina	→ Nodosaria
Bigenerina d'Orb. (Fig. 43b)	= Textularia	→ Nodosaria
Clavulina d'Orb. (Fig. 25)	= Valvulina	→ Nodosaria
Bifarina J. u. P.	= Bulimina	→ Nodosaria
Articulina d'Orb. (Fig. 43c)	= Miliola	→ Nodosaria

usw.

Der Nodosariatypus ist somit mindestens achtmal von verschiedenen Vorfahren unabhängig erreicht worden. Einen analogen Fall haben wir schon bei dem Typus „Textularia“ kennen gelernt, der dreimal unabhängig erworben wurde. Die wiederholt erfolgte Annahme des Nodosariatypus bei den Foraminiferen ist ein Gegenstück zu den Konvergenzerscheinungen aus den anderen Gruppen des Tierreiches, wofür die vier Gattungen Lamna (ein Haifisch), Thynnus (ein Knochenfisch), Ichthyosaurus (ein Reptil) und Pontoporia (ein Zahnwal), die unabhängig voneinander die Torpedogestalt infolge Annahme einer gleichen Lebensweise erworben haben, als Beispiele genannt sein mögen.

Fig. 42. Spirolina austriaca d'Orb. Länge: 1 mm (Nach *A. d'Orbigny.*)



a b c

Fig. 43. a: Sagrina striata Schwag., $^{22}/_{1}$. (Nach *H. B. Brady.*) b: Bigenerina agglutinans d'Orb. — Länge: 0,5 mm. (Nach *A. d'Orbigny.*) c: Articulina funalis Brady, $^{15}/_{1}$. (Nach *H. B. Brady.*)

IV. Dimorphismus. — Die Fortpflanzung der Foraminiferen kann auf zwei verschiedenen Wegen erfolgen. Sie ist entweder eine ungeschlechtliche Vermehrung, die dadurch zustande kommt, daß aus der Schale an verschiedenen Stellen abschnürende Sarkodenteilchen sich mit einer neuen Schale umhüllen, oder sie ist eine geschlechtliche Vermehrung, indem sich im Inneren der Schale entweder schalentragende Embryonen oder Geißelsporen bilden, die paarweise miteinander verschmelzen.

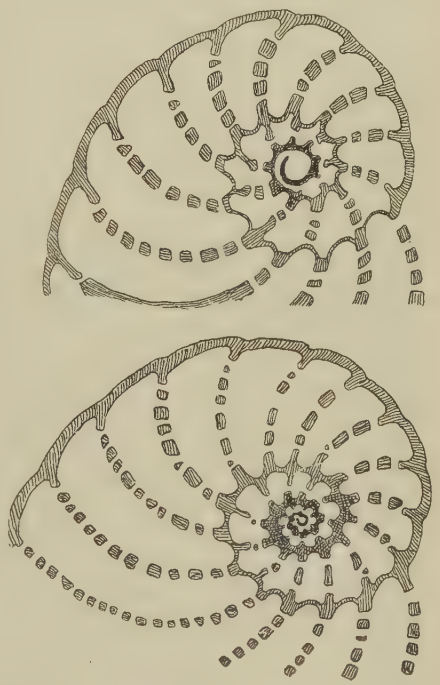


Fig. 44. Peneroplis pertusus Forsk., aus der Adria. — Oben: Längsschnitt durch eine *megalosphärische Schale* (mit großer Anfangskammer), unten: Längsschnitt durch eine *mikrosphärische Schale* (mit kleiner Anfangskammer). Vergr. ungefähr 56:1. (Nach *F. W. Winter.*)

Bei den lebenden Foraminiferen ist ein Generationswechsel beobachtet worden. Erzeugt ein Typus mit kleiner Anfangskammer (mikrosphärische oder B-Generation) Embryonen mit großer Anfangskammer (megalosphärische oder A-Generation), so unterscheiden sich die beiden Generationen nicht durch die verschiedene Größe der Embryonalkammer (Fig. 44), sondern meist auch dadurch, daß die A-Generation (mit großer Embryonalkammer) an Körpergröße weit hinter der B-Generation zurückbleibt, was insbesondere bei den Nummuliten stark in Erscheinung tritt. Außerdem unterscheidet sich die A-Generation zuweilen durch andere Anordnung der Kammern sowie durch den Besitz eines großen Kernes neben den kleinen. Sie erzeugt entweder

wieder Embryonen von gleicher Beschaffenheit auf ungeschlechtlichem Wege, oder sie bringt Geißelsporen hervor, die sich kopulieren und somit auf geschlechtlichem Wege wieder eine neue, aber mikrosphärische oder B-Generation bilden.

Seitdem dieser Generationswechsel (Metagenese) an lebenden Foraminiferen nachgewiesen worden ist, hat man eine Erklärung für die auffallende Vergesellschaftung großer und kleiner Nummuliten, die ersten mit kleinen, die zweiten mit großen Anfangskammern, die gewisse Gesteine in ungeheuren Massen füllen. So treten neben der großen, mikrosphärischen B-Generation des Nummulites Gizehensis (Fig. 45) in Massen die kleinen Schalen der megalosphärischen A-Generation auf, die als Nummulites curvispira beschrieben wurden und für den mitteleozänen Nummulitenkalk von Gizeh und vom Mokattamgebirge bei Kairo leitend sind; in den Nummulitenkalken Dalmatiens liegt ebenso der kleine N. Tschihatscheffi (A-Generation) neben dem großen N. complanata (B-Generation) usw. (Fig. 46).

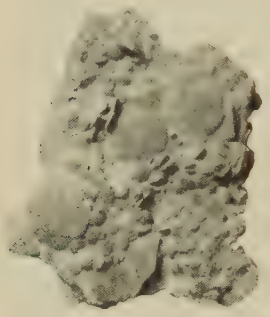


Fig. 45. Nummulitenkalk (Mitteleozän, untere Mokattamstufe) von Kairo (Khalifengräber, Westabhang der Mokattamberge), mit zahlreichen Exemplaren der *großen*, mikrosphärischen Generation des Nummulites Gizehensis und der *kleinen*, megalosphärischen Generation des Nummulites curvispira. — ½ nat. Gr. — Orig. im Paläobiol. Inst. d. Univ. Wien.

V. Lebensweise. — Die überwiegende Mehrzahl der Foraminiferen lebt im Meere, und unter diesen führen die meisten eine benthonische, sehr wenige (etwa 20 Arten,

Fig. 46. Mitteleozäner Nummulitenkalk vom Monte Marian bei Spalato in Dalmatien. Die *großen* Schalen (Nummulites [Gümbelia] perforata) gehören der *mikrosphärischen*, die *kleinen*, zahlreicheren (N. [G.] Lucasana) der *megalosphärischen* Generation derselben Art an. (Orig., nat. Gr.)

die sich auf 8 Gattungen verteilen) eine planktonische Lebensweise, während ausgesprochen nektonische Formen bisher nicht bekannt sind. Unter den benthonischen Formen kriechen die meisten auf dem Meeresboden oder auf Pflanzen, Korallen, Steinen usw. umher, und zwar ist die Bewegungslust bei den wenigen Formen, über deren Biologie wir genauer unterrichtet sind, in der Jugend und im Alter verschieden (bei Peneroplis). Eine genauere Erforschung der Lebensweise, vor allem der Bewegungsart der marinen benthonischen Foraminiferen, könnte uns Aufschluß über die mechanischen Faktoren geben, die zur Ausbildung der spiralig eingerollten und gestreckten Formen führen, die auffallend an Körperformen erinnern, die wir bei Nautiloideen und Ammoniten antreffen.

Die planktonischen Typen sind, wie z. B. Globigerina (Fig. 21) und Orbulina (Fig. 22) durch kugelig-traubige oder rein kugelige, feingestachelte Schalenformen gekennzeichnet. Von den Beziehungen zwischen der Schalensubstanz und dem Aufenthaltsort war bereits die Rede (S. 46), ebenso von der durch die rein sessile Lebensweise bedingten Umformung der Schale. Beachtenswert ist die Abnahme der Körpergröße, die bei Einwanderung in Brackwasser und Süßwasser (z. B. bei Polystomella) eintritt.

Über die Lebensweise der benthonischen Foraminiferen sind wir nur von einzelnen Formen genauer unterrichtet, zu denen die Gattung Peneroplis gehört.

Peneroplis (Fig. 34) lebt in der Litoralzone des Mittelmeeres in kleinen Buchten, wo er sich in den Zosterawiesen auf kalkreichen Sandböden aufhält, die mit Büschen von Cystosira, Siphoneen und anderen Algen reich bewachsen sind. Nach den Beobachtungen von F. W. Winter kriecht Peneroplis in diesem Pflanzengewirr umher, und zwar halten sich die jüngeren Tiere vorwiegend in den höheren Zweigen der Algen, die älteren, vielkammerigen Tiere dagegen lieber am Fuß der Algenwälder auf. Die älteren Individuen kriechen langsamer wie die jüngeren, von denen eines in 4 Stunden etwa 12 cm kriechend zurücklegte, wie Winter an einem 22kammerigen Exemplar feststellte (die höchste beobachtete Kammerzahl bei einem alten Exemplar von Peneroplis pertusus ist 49). In der Jugend ist er bewegungslustig, im Alter schwerfällig.

Ein wandernder Peneroplis umspannt seine Umgebung, soweit er mit seinen Pseudopodien reichen kann, wie mit einem Netz. Die Pseudopodien sind aber nicht nur die Bewegungsorgane, sondern auch die Ernährungsorgane des Tieres und dienen als Fangapparate, Giftwaffen und Verdauungsorgane. Berührt ein herannahender Nauplius unversehens einige der weit ausgestreckten Pseudopodien, so zuckt er zusammen, sucht sich zu befreien, verstrickt sich aber dabei immer mehr in das Gewirr der Pseudopodien und wird durch das von ihnen ausgeschiedene giftige Sekret in ungefähr einer Minute getötet. Hierauf nähert sich die Foraminifere durch Kontraktion der Pseudopodien, bringt das getötete Beutetier in die Nähe der Mundporenplatte und senkt zahlreiche Pseudopodienstränge in das Innere des Opfers; die Nahrungsaufnahme vollzieht sich also außerhalb der Schale. Nach etwa 2 Stunden ist nur mehr der glashelle Chitinpanzer des Nauplius übrig. Dagegen werden kleine Organismen wie Algen, Diatomeen, Sporen usw. auch unverdaut durch die Mündungsporen in das Körperinnere aufgenommen; die unverdaulichen Reste werden gelegentlich einer Ruhe-

pause entleert, wobei eine Wolke von feinem Detritus ausgeschieden und das Protoplasma auf diese Weise gereinigt wird. Dabei sitzt Peneroplis gewöhnlich mit senkrecht zum Boden stehender Schale, nur ältere Tiere liegen oft horizontal. Die Exkremente gleiten auf den Pseudopodien entlang und sind von flüssiger Substanz umhüllt. Dieser Reinigungsprozeß dauert bei jungen Tieren etwa eine halbe Stunde, bei älteren einige Tage, bei alten, vielkammerigen Individuen bis zu einer Woche.

Die Schalen der benthonischen Foraminiferen werden nach dem Tode der Tiere in großen Mengen auf dem Meeresboden angehäuft und bilden sowohl heute wie in der geologischen Vorzeit stellenweise organogene Sedimente von bedeutender Mächtigkeit. Solche Foraminiferensedimente entstehen in der Gegenwart namentlich an den Küsten der Korallenriffe, während aus der Vorzeit der Erde die Fusulinenkalke (Fig. 47) der Steinkohlenformation und die Nummulitenkalke (Fig. 46) der Eozänzeit Beispiele für massenhafte Anhäufungen benthonischer Foraminiferen darstellen. Das Lebensgebiet dieser Foraminiferen sind verhältnismäßig seichte Meere gewesen, in denen einzelne Nummuliten einen Schalendurchmesser von über 10 cm erreichten und somit die Riesen unter den einzelligen Protozoen darstellen.

Aber auch die planktonischen Foraminiferen können als Gesteinsbildner auftreten. Unaufhörlich sinken als „organischer Regen" die Gehäuse der abgestorbenen Globigerinen der Hochsee in die Tiefe und häufen sich zu dem „Globigerinenschlamm" der größeren Meerestiefen an. Dieses der Hauptsache nach aus Globigerinenschalen bestehende Gestein reicht jedoch nicht bis in die größten Meerestiefen hinab; in diesen wird der Boden nur von dem roten Tiefseeton bedeckt. Die Grenze zwischen beiden Gesteinstypen wird etwa durch die Tiefe von 4000 m bezeichnet[1]). Das Fehlen der kalkschaligen Foraminiferen in diesen Tiefen erklärt sich dadurch, daß die Lösungsfähigkeit des Meerwassers unterhalb der 4000 m-Linie eine so große ist, daß die beständig zu Boden sinkenden Schalen aufgelöst werden. In den Übergangszonen zwischen dem Globigerinenschlamm und dem roten Tiefseeton erscheinen die Kalkschalen korrodiert und zeigen das Bild, als ob sie von Säuren zerfressen wären.

Ein Gegenstück zum Globigerinenschlamm der heutigen Meere ist die weiße Schreibkreide, die jedoch in geringerer Tiefe abgelagert worden zu sein scheint; hier überwiegen jedoch die Textularien und Rotalien, während die Globigerinen zurücktreten. Es ist daher unrichtig, die Schreibkreide als einen „fossilen Globigerinenschlamm" zu bezeichnen.

VI. Geologische Verbreitung. Während in den jüngeren Formationen bis zur Gegenwart die Foraminiferen in ungeheuren Mengen die Meere bevölkern (bis jetzt sind ungefähr 2500 Arten, darunter etwa 1700 fossile beschrieben), sind schon die mesozoischen Gesteine verhältnismäßig arm an Foraminiferen. Eine reiche Fauna tritt uns erst wieder in der Steinkohlenformation entgegen, in der die Fusulinen gesteinsbildend auftraten und mächtige Kalkmassen anhäuften, so wie in späterer Zeit (im Eozän) die Nummuliten und die sie begleitenden Gattungen, z. B.

[1]) Die Grenzlinie zwischen dem Globigerinenschlamm und dem kalkfreien, roten Tiefseeton liegt im Atlantischen Ozean durchschnittlich in 5100–5300 m, im mittleren Teil des Indischen Ozeans bei 4700 m und in nördlichen Meeren zwischen 2000 und 3000 m.

die Alveolinen, die stellenweise „Alveolinenkalke“ so wie die Nummuliten „Nummulitenkalke“ bildeten. Merkwürdigerweise sind jedoch die älteren Formationen sehr arm an Foraminiferenresten. Nur an wenigen Fundorten, wie in den Glaukonitsanden des oberen Kambriums von St. Petersburg, sind wenigstens ihre Steinkerne in großen Mengen erhalten geblieben.

Während einerseits einzelne Gruppen, soweit sich dies aus ihrer Schalenform feststellen läßt, die ja in vielen Fällen nur als Konvergenz zu betrachten ist, sich bis in das Paläozoikum zurückverfolgen lassen und somit als „persistente“ oder langlebige Typen erscheinen, weisen andere Gruppen eine rasch einsetzende Blütezeit und nach kurzer Dauer derselben wieder einen allgemeinen Niedergang auf. Beispiele dafür sind die Nummuliten und Orbitoiden der Eozänzeit, die Orbitolinen (vgl. S. 51) der unteren Kreideformation und die Fusuliniden der Steinkohlenformation.

Allem Anscheine nach sind die perforaten Foraminiferen die Vorfahren der imperforaten; eine befriedigende Systematik und die Grundzüge der Stammesgeschichte der Foraminiferen fehlt jedoch einstweilen, und es wird erst möglich sein, in diese Fragen einen klareren Einblick zu gewinnen, wenn sich die Systematik von einer hauptsächlich auf Formähnlichkeiten beruhenden oberflächlichen Gruppierung durch die Vertiefung der Forschungen nach den Beziehungen zwischen Körperform und Lebensweise freigemacht haben wird.

VII. Einige Beispiele wichtiger fossiler Foraminiferen. 1. Fusulina (Fam. Fusulinidae). Fusulina ist eine in marinen Kalken der Stein-

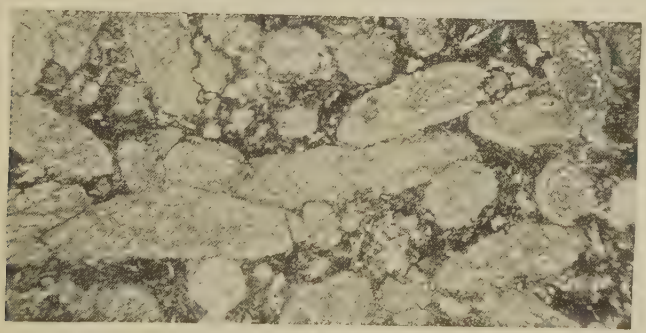


Fig. 47. Fusulinenkalk aus der Steinkohlenformation von Spitzbergen, in $^6/_1$ nat. Gr. (Nach *Staff* und *Wedekind*.)

kohlenformation häufige, benthonische und gelegentlich gesteinsbildende Gattung, deren Verwandte auf das Karbon und Perm beschränkt sind. Die Schale erinnert in der Form an einen Dattelkern; sie besteht aus einem um eine Längsachse in wiederholten Windungen aufgerollten Kalkblatt (Dachblatt), das durch Radialfalten gestützt wird, die von Pol zu Pol der Aufrollungsachse verlaufen. Auf diese Weise wird jeder Umgang in eine Anzahl von Kammern geteilt, deren Scheidewände oder Septen von diesen Radialfalten des Dachblattes gebildet werden. Die Schale erhält eine Verfestigung durch ein eigentümliches System von wabenähnlichen, gitterartig sich kreuzenden Lamellen und Pfeilern, das Dachgitter (= Maschenwerk, Wabenwerk = Dachskelett). Die Austrittsstellen (Pylome) für die Sarkode sind nicht auf eine einzige

Mundspalte beschränkt, sondern von Pol zu Pol in großer Zahl auf die Septenwand verteilt. Der Generationswechsel ist durch den Fund mikro- und megalosphärischer Formen erwiesen (Fig. 47—51).

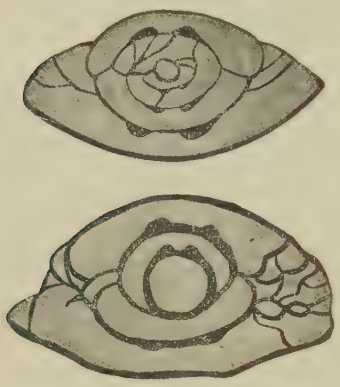


Fig 48. Eine Fusuline (Schubertella transitoria Staff u. Wed.), aus dem oberkarbonischen Fusulinenkalk Spitzbergens; oben eine mikrosphärische, unten eine megalosphärische Form, beide durchschnitten, 150 ×1. (Nach *Staff* und *Wedekind*.)

2. Nummulites (Fam. Nummulitidae). Zuerst (vereinzelt) im Karbon und im Jura Bayerns; überaus häufig im Eozän, hier über 10 cm Schalendurchmesser erreichend; in der Gegenwart nur durch eine sehr seltene Art vertreten, die im marinen Seichtwasser von Suez bis zu den Fidschiinseln und der China-See lebt.

Während die Aufrollungsachse bei Fusulina (ähnlich wie bei Alveolina) der Längsachse eines Dattelkerns vergleichbar ist, entspricht die Aufrollungsachse der Nummuliten der Achse einer Linse, so daß die Umgänge nur einen sehr geringen Querdurchmesser besitzen, dafür aber sehr hoch sind, da sie stets bis zur Mittelachse der Schale reichen (Fig. 53). Die Schale ist bei einzelnen Formen einer dicken Linse ähnlich, bei den großen Formen scheibenförmig und flach, aber mit unregelmäßigen Verbiegungen. Die Septen verlaufen entweder in einfacher oder geschwungener Bogenlinie (Gruppe der Striatae) oder sind mäandrisch gebogen (Gruppe der Sinuatae) oder bilden ein Netzwerk (Gruppe der Reticulatae). Die Lebensweise ist benthonisch (Fig. 45, 46, 52, 53).

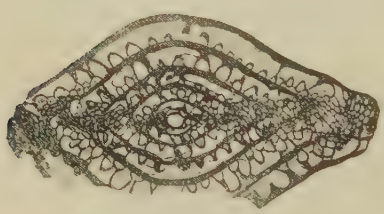


Fig. 49.

Fig. 50.

Fig. 49. *Längsschnitt* durch das Skelett von Fusulina vulgaris Schellwien, aus dem Oberkarbon von Darwas. $\frac{7 \cdot 5}{1}$ nat. Gr. Fig. 50. *Querschnitt* durch Fusulina Kraffti, Schellw., ebendaher. $\frac{7 \cdot 5}{1}$ nat. Gr. (Nach *E. Schellwien*.)

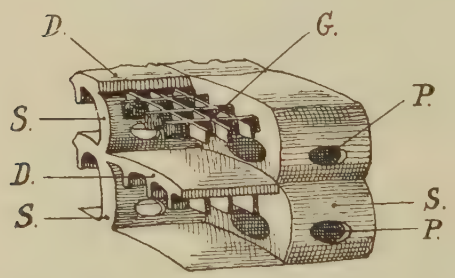


Fig. 51. Bauschema der Schale von Sumatrina, aus dem oberen Oberkarbon von Sumatra. — Stark vergr. Modell. (Nach *V. Volz*.) *D.* = Dachblatt, *S.* = Septen, *P.* = Pylom, *G.* = Gitterwerk.

Ordnung: Radiolaria.

Im Vergleiche zu den Foraminiferen spielen die fossilen Radiolarien nur eine unbedeutende Rolle. Freilich sind sie dort, wo sie fossil nachgewiesen werden konnten, in großer Individuenzahl und auch in großem Formenreichtum anzutreffen; sie sind bis in das Kambrium zurückverfolgt worden, und daß sie in früheren Zeiten der Erdgeschichte eine wahrscheinlich ebenso große Rolle wie heute gespielt haben, scheint

aus vielen kieseligen Ablagerungen hervorzugehen (Hornsteinknollen und Feuersteinlagen in Schiefern und Kalken verschiedener Erdzeitalter), die ihren Gehalt an Kieselsäure wohl zum Teile fossilen Spongien und anderen

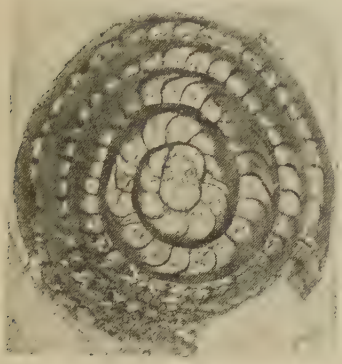


Fig. 52. Schliff durch die Schale eines Nummuliten, etwa in $\frac{7 \cdot 5}{1}$ facher Vergr. (Nach *Stäff* und *Wedekind*.)

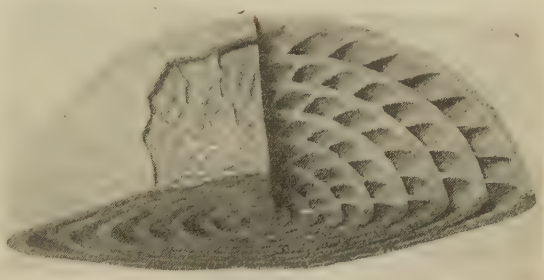


Fig. 53. Modell eines Nummuliten, nach verschiedenen Richtungen angeschnitten, um den Verlauf der Schalenwindungen und die Kammerung zu zeigen.

kieselskelettigen Organismen, hauptsächlich aber den Radiolarienskeletten verdanken dürften.

Die fossilen Radiolarien verteilen sich auf die beiden Unterordnungen der Spumellaria und Nassellaria, während die heute in der Tiefsee lebenden Vertreter der Acantharia und Phaeodaria keine fossilen Verwandten besitzen, ein Umstand, der aber keineswegs gegen das hohe Alter dieser beiden Gruppen ins Treffen geführt werden darf.

Die Spumellaria (Fig. 54) besitzen ein kugeliges bis scheibenförmiges Skelett aus Kieselnadeln oder eine Gitterschale; die Zentralkapsel im Inneren der Gitterschale ist von zahlreichen Öffnungen durch-

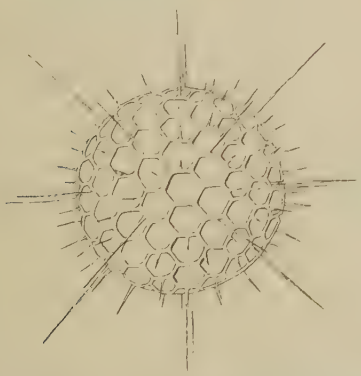


Fig. 54. *Gitterkugeltypus* (Spumellariatypus) eines Radiolars; Weichteile entfernt. — Sehr stark vergr. (Nach *E. Haeckel*.)

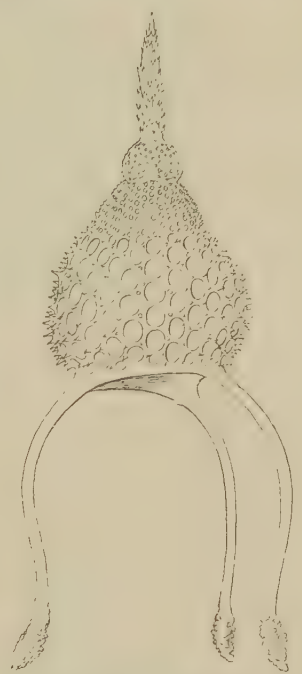


Fig. 55. *Helmtypus* (Nassellariatypus) eines Radiolars; Weichteile entfernt. — Sehr stark vergr. (Nach *E. Haeckel*.)

bohrt. Dagegen sind die Nassellaria (Fig. 55) in ein helm- oder mützenförmiges Kieselskelett eingeschlossen, dessen Form damit zusammen-

hängt, daß die Zentralkapsel nicht allseitig, sondern nur an einer Stelle siebartig durchlöchert ist.

Erwähnenswert ist das Vorhandensein himmelblauer Kristalle von schwefelsaurem Strontium oder Zoelestin in den Zentralkernen der Radiolarien. Die (bei den Phaeodaria) aus organischer Substanz (Acanthin) gebildeten Skelette sind nicht fossilisationsfähig, weshalb fossile Vertreter dieser Gruppe unbekannt sind.

Die Radiolarien erscheinen zuerst in präkambrischen Gesteinen und gehören somit zu den ältesten bekanntesten Fossilresten.

Dritte Klasse: Ciliata.

Von Ciliaten oder Infusorien besitzen nur jene Formen erhaltungsfähige Skeletteile, die als Tintinniden zu den Oligotricha gestellt werden. Sie spielen weder paläontologisch noch geologisch eine Rolle, da sichere Reste dieser Protozoengruppe bis jetzt nur aus dem Plistozän Skandinaviens und Finnlands bekannt sind.

Zweites Unterreich: Metazoa.

Hauptstamm: Coelenterata. — Erster Stamm: Spongiaria.

Klasse: Spongioza.

I. Allgemeine Organisation. Die Spongien, die in die beiden großen Abteilungen der Kalkschwämme (Calcispongia) und Kieselschwämme (Silicispongia) je nach der Beschaffenheit der das Innenskelett aufbauenden „Nadeln" geschieden werden, sind fast bewegungslose, beinahe immer festgewachsene Tiere, die nahezu ausschließlich den Meeresboden bewohnen und hier bis in große Tiefen hinabgehen. Bisweilen liegen sie lose am Boden. Die ursprüngliche Lebensweise ist jedoch die sessile, und diese hat zur Ausbildung des für alle Spongien bezeichnenden Organisationstypus geführt.

Der Körper stellt sich in den einfachsten Fällen als ein schlauchartiges Gebilde dar, das ein Gastrulastadium durchläuft und sich in der Weise weiterentwickelt, daß der Körper mit dem Urmund, der sich bald verschließt und somit funktionslos wird, festwächst (Fig. 4. S. 38). Die Gastralhöhle erhält ihre Nahrung durch eine Anzahl von Poren der Leibeswand, durch die das Meerwasser in das Innere des Körpers hereingestrudelt wird, und zwar erfolgt diese Einführung des Nahrungsstromes durch die Flimmerbewegungen der Kragengeißelzellen, welche das Innere der Leibeshöhle auskleiden. Das verdaute Wasser wird durch eine am oberen Körperende gelegene Öffnung den Anus, (meist als „Osculum" bezeichnet), aus dem Körper entfernt; die Verdauung erfolgt intrazellulär wie bei den Protozoen.

Die innere Leibeswand besteht aus dem Entoderm wie bei der Gastrula (vgl. S. 38), während die äußere Leibeswand von dem Ektoderm gebildet wird. Zwischen diesen beiden Schichten findet sich eine dritte als Zwischenschichte, die dem Schwammkörper als Stütze dient. Auch diese Schichte ist aber nur als eine Modifikation des ursprünglichen Ektoderms anzusehen. Dieses Entwicklungsstadium wird als das Olynthusstadium (oder Asconstadium, Fig. 56 A) bezeichnet.

Von diesem primitiven Stadium sind die höheren Entwicklungsstufen abzuleiten, die wir bei den Schwämmen antreffen. Bei der nächst höheren Stufe entsendet die Darmhöhle zahlreiche Ausstülpungen nach außen, die jetzt allein von Kragengeißelzellen ausgekleidet werden, während die ursprüngliche Innenwand der Darmhöhle nur mit einem Plattenepithel ausgepanzert erscheint. Dieses Stadium wird als das Syconstadium (nach der Gruppe der Syconidae) unterschieden (Fig. 56 B).

Bei dem nächsthöheren Stadium wird die Nahrungszufuhr gleichfalls durch die in der Leibeswand befindlichen Poren (Ostia) bewirkt, aber die Verdauung geschieht in zahlreichen kleinen, durch ein kompliziertes Kanalsystem verbundenen kugeligen Hohlräumen, deren Innenwand mit Kragengeißelzellen ausgekleidet ist. Bei diesem Stadium

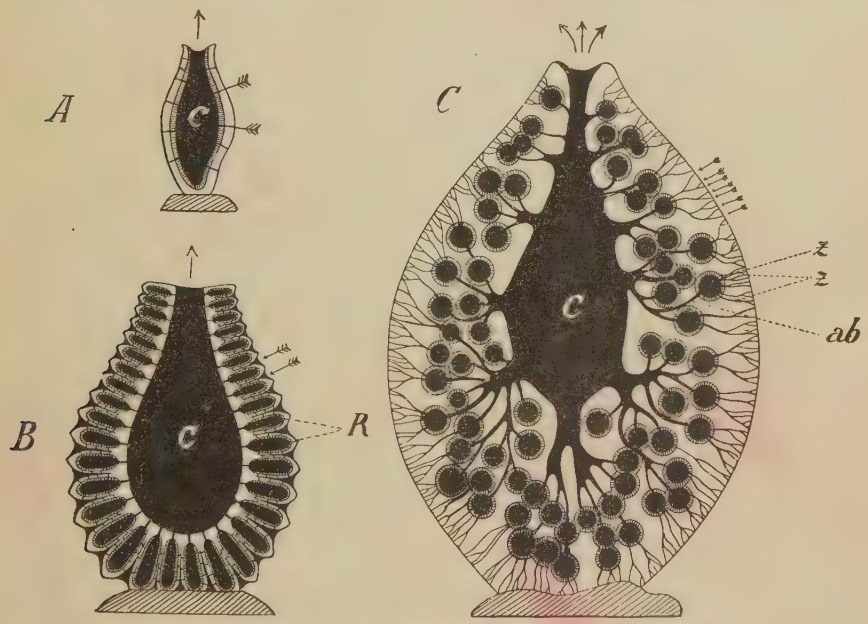


Fig. 56. Schematische Durchschnitte durch drei verschiedene Typen der Kalkschwämme. A = *Olynthusstadium* (Asconstadium), B = *Syconstadium*, C = *Leuconstadium*. Die Pfeile deuten die Richtung des einströmenden und ausströmenden Wassers an. *C* = Leibeshöhle, *ab* = abführende, *z* = zuführende Nahrungskanäle, *R* (in Fig. B) = Radiärtuben. Die Kragengeißelzellen sind durch feine Striche bezeichnet, (Nach *E. Haeckel*, aus *B. Hatschek*.)

ist die Körperwand beträchtlich verdickt. Dieses Entwicklungsstadium wird als das Leuconstadium der Schwämme (nach der Gruppe der Leuconiden) bezeichnet (Fig. 56 C).

II. Körperformen. Unter den Schwämmen treten uns sowohl Einzelindividuen entgegen, deren Körper die ursprüngliche Schlauch- oder Sackform bewahrt hat, oder es finden sich zylindrische oder becherartig gestaltete Einzeltiere. In vielen Fällen ist es aber zu einer Koloniebildung gekommen, und es schließen sich zahlreiche Individuen zu Stöcken zusammen, die ihrerseits wieder eine Schlauch- oder Becherform annehmen können. In diesen Fällen sind so viele Afteröffnungen vorhanden, als der Stock Individuen zählt. Die Körperform der Schwämme ist in hohem Grade, wie dies ja bei sehr vielen sessilen Typen zu beobachten

ist, von den Standortsverhältnissen beeinflußt, so daß Formunterschiede keinen Anhaltspunkt zur Unterscheidung von Gattungen und Arten abgeben dürfen. Manche Gattungen, die Kolonien bilden, sitzen auf Stielen auf, z. B. Verruculina (Fig. 68); andere nehmen geradezu die Formen von Hutpilzen an, wie die Gattung Coeloptychium (Fig. 63) aus der oberen Kreideformation.

III. Skelett. Mit wenigen Ausnahmen (Myxospongia) besitzen die lebenden Schwämme ein vom Ektomesoderm ausgeschiedenes Skelett. Dasselbe besteht entweder aus einem Geflecht von zarten, an Seide erinnernden Fasern einer Substanz, die als Spongin bezeichnet und bei der Fossilisation zerstört wird. Wegen der hornähnlichen Struktur dieser Skelettbildungen werden die Schwämme mit Sponginskelett als Hornschwämme (Ceraospongiae) von den übrigen unterschieden. Im Sponginskelett können Kieselkörperchen (Spiculae) eingelagert sein, und mitunter werden auch Fremdkörper von solchen Fasern umschlossen.

Bei den Schwämmen mit Kieselskelett, die als Kieselschwämme oder Silicispongiae unterschieden werden, liegen die einzelnen aus Kieselsäure aufgebauten Körperchen entweder frei im Ektomesoderm oder bilden zusammenhängende Geflechte und Gerüstsysteme. Sehr auffallend ist die Regelmäßigkeit des Auftretens bestimmter Kieselnadelformen innerhalb der einzelnen Formengruppen. Die Nadeln oder Spiculae enthalten einen feinen Achsenkanal, der besonders deutlich bei den stabförmigen Nadeltypen ausgebildet ist, aber bei den sternförmigen und kugeligen Spiculae fehlen kann.

Die Nadeln sind nach bestimmten Achsenverhältnissen gebaut, und nach diesem Verhalten unterscheiden wir eine Anzahl verschiedener Grundtypen. Diese sind:

1. Einachser (Monaxonia). Die Nadeln haben eine einzige Achse und erscheinen entweder als einfache Stäbe oder solche mit Knoten und Dornen, Haken, Anker und Doppelanker, Stecknadeln usw. Der Achsenkanal ist meist an beiden Enden offen.

2. Dreiachser (Triaxonia). Die Nadeln besitzen drei unter rechtem Winkel wie die Achsen eines regulären Oktaeders zusammenstoßende Achsen, so daß von dem Durchschnittspunkte der drei Achsen sechs Strahlen auslaufen. Wenn einzelne dieser sechs Strahlen verkümmern, so entstehen Fünf-, Vier-, Drei-, ja sogar Zweistrahler, deren Achsen aber stets unter rechtem Winkel zusammentreffen, wenn mehr als eine vorhanden sind. Verschmelzen diese Nadeln untereinander, so entstehen würfelförmige Zwischenräume, die dem Skelett den Anblick eines aus Oktaederachsen aufgebauten Gittergerüstes geben. Dieser Skelettbau ist bezeichnend für die Gruppe der Hexactinellida (Fig. 57).

3. Vierachser (Tetraxonia). Die Nadeln bestehen aus vier Achsen, die unter genau demselben Winkel ($109\frac{1}{2}^0$) wie die Lotlinien der Flächen eines regulären Tetraeders zusammentreffen (Fig. 58). Zuweilen kommen Abweichungen von dem Winkelmaß vor. Wenn einer der vier Strahlen verloren geht, so wird die Spicula dreispitzig, behält jedoch den Winkel des Vierachsertypus bei. Die Tetractinellida und die mit ihnen enge verknüpften Lithistida gehören diesem Typus an.

4. Vielachser (Polyaxonia). Die Nadeln bestehen aus zahlreichen sich in einem Mittelpunkt kreuzenden Achsen. Die hierher

gehörenden Formen werden in der Familie der Plectospongiden zusammengefaßt, deren Verwandtschaftsverhältnisse zu den Hexactinelliden noch fraglich sind (Fig. 59).

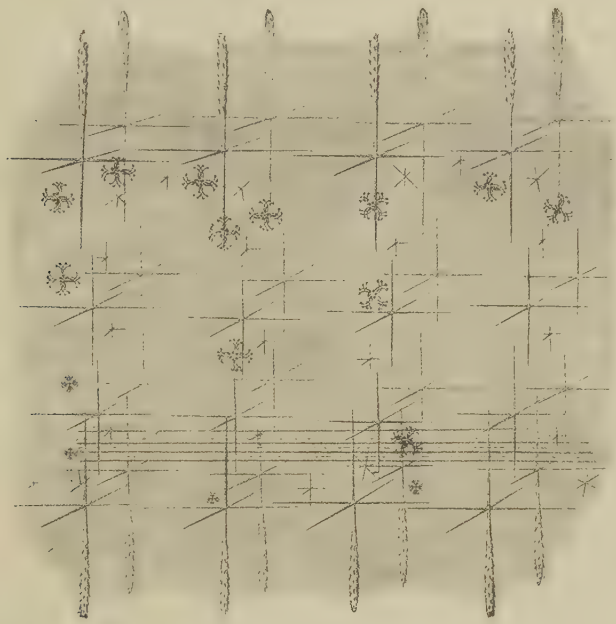


Fig. 57. Kieselnadeln des Glasschwammes Sarcocalyx pedunculata. — 25/1 × 1. (Nach *F. E. Schulze.*)

Diese Nadeln treten häufig in mehr oder weniger zusammenhängenden Gerüsten auf und werden in diesem Falle Megaskleren genannt, während die lose im Ektoderm steckenden Nadeln, die in der Regel sehr klein sind, als Mikroskleren unterschieden werden.

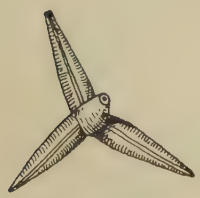


Fig. 58. Tetraxoniernadel aus der oberen Kreide von Haldem (Westfalen), stark vergr. (Nach *K. A. v. Zittel.*)

Fig. 59. Skelettnadeln von Asteractinella expansa Hinde, aus dem Karbonkalk von Dalry in Ayrshire. Stark vergr. (Nach *Hinde.*)

Während die Kieselschwämme durch den regulären Bau ihrer Spiculae gekennzeichnet sind, der nur selten von einem irregulären abgelöst erscheint, finden wir bei den Kalkschwämmen zwar auch einachsige und dreistrahlige Nadeln, zu denen noch vierstrahlige Nadeltypen treten, wenn zu den drei Strahlen noch ein vierter, gegen das Innere der Leibeshöhle gerichteter hinzutritt, aber die Achsenwinkel sind hier nicht so regelmäßig wie bei den Kieselschwämmen. Fleischnadeln fehlen den Kalkschwämmen gänzlich. Auch hier kommt es zur Ausbildung von „Stecknadeltypen" wie z. B. bei der Gattung Barroisia aus der Familie der Pharetronen (Fig. 72—73), die eine Gruppe der Ordnung Heterocoela bilden; sie sind als modifizierte Vierstrahler anzusehen.

IV. Erhaltungszustand der fossilen Spongien. Die Sponginsubstanz des Skeletts der Hornschwämme oder Ceraospongia ist nicht erhaltungs-

fähig, und wir kennen aus diesem Grunde keine fossilen Vertreter dieser Gruppe, zu der die Badeschwämme gehören. Daß die gänzlich skelettlosen Myxospongiden gleichfalls nicht fossil bekannt sind, erklärt sich aus dem gleichen Grunde. Die fossilen Reste der Spongien beschränken sich daher ausschließlich auf die beiden Gruppen der Kieselschwämme und der Kalkschwämme. Obwohl besonders das aus Kieselsäurenadeln aufgebaute Skelett der Silicispongier unverwüstlich zu sein scheint, ist dies doch nicht immer der Fall; die ursprünglich amorphe Kieselsäure wurde meistens aufgelöst und durch kristallisierte ersetzt oder ist auch aus dem Schwammskelett gänzlich weggeführt und zur Bildung von Hornsteinknollen oder zur Verkieselung anderer Fossilreste derselben Schicht verbraucht worden, in denen sich die Kieselschwämme finden. Die durch Auflösung der Kieselnadeln entstandenen Hohlräume erscheinen sehr häufig durch Eisenoxydhydrat oder durch kristallisierten Kalkspat, zuweilen auch durch Brauneisenstein ausgefüllt, so daß die Behandlung fossiler Kieselschwämme mit verdünnter Salzsäure häufig zur Zerstörung der ganzen Reste führt. Nur an einzelnen Fundorten sind die Erhaltungszustände der Kieselschwämme derartig, daß eine Präparation mit Salzsäure, durch welche der umhüllende Kalkstein weggeätzt wird, eine Freilegung der kieseligen Skelette und damit ihre genauere Untersuchung und Bestimmung ermöglicht. Solche Fundorte sind z. B. die Schwammschichten von Streitberg in Franken und Nattheim auf der schwäbischen Alb (beide der oberen Juraformation angehörend), sowie mehrere Fundorte in der deutschen Kreide (in der Umgebung von Hannover, Hildesheim, Goslar und Münster).

Noch viel ungünstiger als bei den Kieselschwämmen liegen die Erhaltungsbedingungen bei den Kalkschwämmen oder Calcispongien. So wie auch bei anderen Tieren mit kalkigem Skelett durch spätere Auflösungsvorgänge in den Gesteinen die kalkigen Partien aufgelöst wurden und entweder nur Hohlräume zurückgeblieben sind oder diese wieder später mit kristallisiertem Kalkspat ausgefüllt wurden, so ist es auch bei den fossilen Kalkschwämmen der Fall. An Stelle der Kalkkörper können sogar Pseudomorphosen aus Kieselsäure treten und einen Kieselschwamm vortäuschen. Die Bestimmung fossiler Schwämme muß daher ausschließlich auf die Struktur der Skelettelemente und nicht auf ihre Substanz aufgebaut werden.

Man hat früher gemeint, bei einer Gruppe fossiler Kalkschwämme, deren erste Vertreter aus dem Devon und deren jüngste aus dem Eozän Australiens vorliegen, eigenartige Strukturverhältnisse vorzufinden, die eine Einreihung dieser Reste, die man als Pharetronen beschrieb, in die bei den lebenden Kalkschwämmen unterschiedenen Gruppen ausschließen. Neuere Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß die eigentümliche Struktur der Pharetronenfasern als eine Fossilisationserscheinung anzusehen ist, die nichts mit der ursprünglichen Natur des Skelettes zu tun hat; aus diesem Grunde wird auch die Gruppe der „Pharetrones" hinfällig, und dieselben sind daher mit Rücksicht auf die sonst durch aus übereinstimmenden Züge ihres Skelettbaues der Gruppe der noch heute lebenden Heterocoela einzureihen (Fig. 72—73).

V. Geologisches Vorkommen. Die lebenden Kalkschwämme bewohnen seichtere Regionen, die Kieselschwämme tiefere Gründe des Meeres. Dieselbe vertikale Verbreitung scheinen auch die fossilen Vertreter der Spongien besessen zu haben.

Die ältesten Funde von Spongien hat man in kambrischen Gesteinen gemacht, wo schon Hexactinelliden mit denselben Merkmalen, wie sie für die lebenden Formen bezeichnend sind, auftreten. Auch das Silur und Devon ist reich an Resten von Schwämmen, und zwar erscheinen schon im Devon die ersten Kalkschwämme. Das Karbon ist arm an Spongienresten, und das gleiche gilt für die Triasformation, aus der nur an wenigen Fundorten der Alpentrias reichere Schwammfaunen bekannt sind. Dagegen erscheinen sie im Jura, und zwar namentlich im oberen Jura Deutschlands stellenweise in gewaltigen Mengen, so daß man hier von Spongienriffen sprechen kann, wie z. B. im oberen Jura Süddeutschlands. Sie treten hier geradezu gesteinsbildend auf und umfassen eine große Zahl von Gattungen und Arten, die aber meist nur nach der äußeren Form unterschieden werden. In der unteren Kreide selten, füllen sie dagegen gewisse Schichten der oberen Kreide in gewaltigen Mengen; die Feuersteinknollen, die sich diesen Bildungen in großer Zahl eingelagert finden, verdanken ihren Ursprung zum Teil der Auflösung der Kieselskelette der Kieselschwämme. Im Tertiär Europas begegnen wir wieder nur wenigen Schwämmen, was damit zusammenzuhängen scheint, daß diese Tiere schon damals größere Tiefen bewohnten und daher in die meist seichten Kanäle und Meeresbuchten des mitteleuropäischen Tertiärs nicht vorzudringen vermochten. Immerhin sind ihre Reste auch aus dem Tertiär von verschiedenen Fundorten nachgewiesen.

VI. Systematik. Die systematische Gruppierung der lebenden Spongien beruht im wesentlichen auf der Struktur des Skelettes und des Verhaltens der mit Kragengeißelzellen ausgekleideten Teile der Innenwandung der Darmhöhle. Danach zerfallen die Spongien in zwei große Gruppen oder Unterklassen: I. Calcispongia, II. Silicispongia. Die weitere Gruppierung ist folgende:

I. Calcispongia (Kalkschwämme).

1. Ordnung: Homocoela. Dünnwandige Formen. Fossil unbekannt.

2. Ordnung: Heterocoela. Dickwandige Formen. Die Tiere leben einzeln oder kolonienweise zu „Stöcken" vereinigt. Sowohl die Unterordnungen als auch die Familien der Heterocoela sind fossil und lebend bekannt.

II. Silicispongia (Kieselschwämme).

1. Ordnung: Triaxonia (Hexactinellida). In tieferen Meeresschichten lebend, fossil vom unteren Kambrium an. Skelettelemente stets dreiachsig. Bei den primitiveren Typen ist das Skelett aus lockeren oder nur unvollständig verlöteten Nadeln aufgebaut und die Skelettwand ist dünn, bei den höher spezialisierten Typen wird das Skelett fester und die Wand dicker. Die Hauptmasse der mesozoischen Spongien gehört dieser Gruppe an (vgl. S. 64).

2. Ordnung: Tetraxonia (= Tetractinellida). Die primitiveren Typen besitzen ein locker aufgebautes Skelett, bei den höher spezialisierten Formen wird das Skelett durch festere Verbindung der einzelnen Spiculae steinartig und dickwandig (daher der Name Lithistida für diese Gruppe). Hierher gehört neben den gleichfalls sehr häufigen Triaxoniern die Hauptmasse der mesozoischen Spongien. Sie erscheinen zuerst im obersten Kambrium.

3. Ordnung: Monaxonia (= Monactinellida). Durch Reduktion der Strahlen der ursprünglich vierachsigen Nadeln (vgl. S. 62) ent-

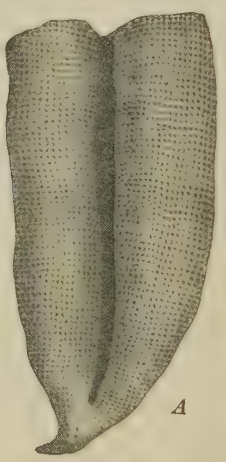
stehen einachsige Formen. Die Nadeln sind häufig von Sponginfasern umkleidet, und auf diese Weise erscheint die Gruppe der Monaxonia mit den Hornschwämmen verknüpft. Sie sind bereits aus dem obersten Kambrium bekannt. Zu den Monaxoniern gehört die einzige im Süßwasser lebende Familie (Spongillidae).

4. Ordnung: Ceraospongia. Die Hornschwämme sind fossil unbekannt. Sie leben im Seichtwasser der Meeresküsten.

5. Ordnung: Myxospongia. Diese skelettlosen Spongien sind fossil unbekannt.

VII. Stammesgeschichte. Die fossilen Spongienreste vermögen uns über die Phylogenie der einzelnen Stammeslinien der Klasse der Spongiozoa keinen Aufschluß zu geben, da sie sich in die heute noch lebenden Ordnungen und Unterabteilungen unschwer einfügen lassen. Die Geschichte der Schwämme und ihre Zerteilung in die Hauptentwicklungslinien reicht allem Anschein nach sehr weit zurück und greift wohl noch über das

Fig. 60. Tremadictyon reticulatum Goldf., ein Leitfossil des oberen Jura (Weißjura) Deutschlands. ¾ nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)



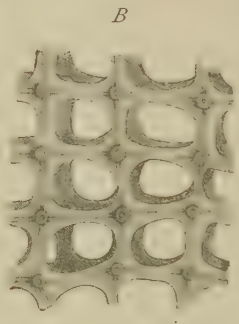


Fig. 61. A: Craticularia parallela Goldf., Malm Württembergs; 2 Individuen miteinander verwachsen. ½ nat. Gr. (Nach *F. A. Quenstedt.*) B: Craticularia stellitexta, Qu., Malm der Schweiz, Skelettpartie in $^{40}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *Oppliger.*)

Fig. 62. Hydnoceras tuberosum, Conr., aus dem Oberdevon v. New York. Länge ca. 20 cm. (Nach *J. M. Clarke.*)

Kambrium in ältere Formationen hinab, aus denen wir bisher keine Reste dieser Klasse kennen. Die Spongien sind als eine überaus konservative Gruppe zu bezeichnen, die seit den ältesten Zeiten ihre Lebensweise kaum geändert und daher nur unbedeutende Anpassungen zu verzeichnen hat. Auffallend ist das häufige Vorkommen der sogenannten Lithistiden aus der Ordnung der Tetraxonia im Mesozoikum, wo sie stellenweise geradezu riffbildend auftreten.

VIII. Beispiele fossiler Spongien. 1. Tremadictyon (Fam. Craticulariidae, Unt.-Ord. Dictyonina, Ord. Triaxonia). Das Skelett dieser im oberen Jura Deutschlands sehr häufigen Gattung (Fig. 60) ist regelmäßig gebaut, ebenso wie das der nahe verwandten Gattung Craticularia (Jura bis Miozän, Fig. 61). Der Körper ist im allgemeinen becherförmig, aber durch Standortsverhältnisse stark beeinflußt, so daß wir mitunter tellerförmigen und walzenartigen Formen begegnen. Bei Tremadictyon stehen die Kanalöffnungen der Außenwand in alternierenden, bei Craticularia in horizontalen Reihen.

2. Hydnoceras (Fam. Dictyospongidae, Unt.-Ord. Lyssacina, Ord. Triaxonia). Die Angehörigen dieser Familie, deren Blütezeit in

das Devon fällt, sind nur von Silur bis Perm bekannt. Die Außenwand ist mit auffallend regelmäßig angeordneten Buckeln und Rippen verziert, das Skelett bildet ein regelmäßiges Gitter mit quadratischen Maschen. Die Gattung findet sich im Devon (Fig. 62).

3. Coeloptychium (Fam. Coeloptychiidae, Unt.-Ord. Dictyonina, Ord. Triaxonia). Körper hutpilzartig gestielt, Oberseite glatt,

Fig. 63. Coeloptychium agaricoides Goldf., ein Leitfossil der oberen Kreide Deutschlands. ¾ nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

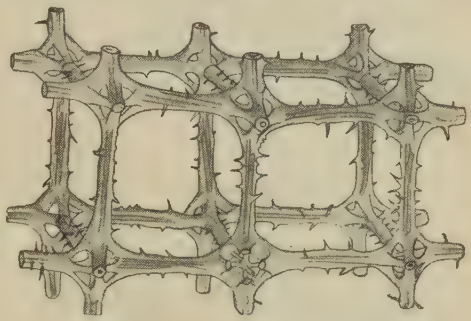


Fig. 64. Stützskelettpartie von Coeloptychium Seebachi Zitt., Oberkreide Braunschweigs, in $^{42}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *Zittel.*)

flach, Unterseite des Schirmes mit tiefen Radiärfurchen; auf den Rippen zwischen den Furchen treten die Kanäle in kleinen, runden Öffnungen aus. Nur aus der oberen Kreide Norddeutschlands, Englands und Südrußlands bekannt (Fig. 63, 64).

4. Astylospongia (Unt.-Ord. Eutaxicladina, Ord. Tetraxonia). Das Skelett besteht aus vierarmigen Nadeln, die untereinander fest verbunden sind; die Verbindungsstellen sind durch dicke Knoten bezeichnet. Einzelne Arme sind gegabelt (Fig. 66). Der Schwammkörper ist kugelig und ungestielt, seine Unterseite etwas ausgehöhlt und

Fig. 65. Astylospongia praemorsa Goldf. — Mittelsilur (als Moränengeschiebe in Westpreußen gefunden). $^{2}/_{3}$ nat. Gr.

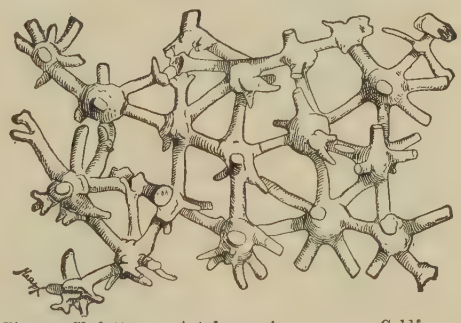


Fig. 66. Skelett von Astylospongia praemorsa Goldf., aus dem Silur. — Diluvialgeschiebe aus Mecklenburg. — $^{12}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *Zittel.*)

wahrscheinlich nur durch einige Basalnadeln am Untergrund befestigt gewesen. Die Gattung ist nur aus dem Silur bekannt (Fig. 65, 66).

5. Cnemidiastrum (Unt.-Ord. Rhizomorina, Ord Tetraxonia). Diese im Schwammkalk des oberen deutschen Jura sehr häufige Gattung hat einen kreiselförmigen Körper mit großer Darmhöhle. Die Außenwand ist von zahlreichen Längsrinnen zerfurcht, in deren Tiefe die Porenkanäle ausmünden. Die Skelettnadeln sind sehr unregelmäßig gestaltet, einachsig und mit dornigen Stacheln besetzt (Fig. 67).

6. Verruculina (Unt.-Ord. Rhizomorina, Ord. Tetraxonia). Dieser Schwamm stellt eine Kolonie zahlreicher Einzelindividuen dar, die zu einem fächerförmigen Gesamtkörper vereinigt sind. Die Afteröffnungen

(die sogenannten Oscula) sind auf der Innenseite des Trichters, also auf der Oberseite in großer Zahl vorhanden. Die Gattung ist auf die mittlere und obere Kreide beschränkt (Fig. 68).

7. Siphonia (Unt.-Ord. Tetracladina, Ord. Tetraxonia). Die Körperform ist innerhalb der verschiedenen Arten dieser Gattung sehr wechselnd; je nach den Standorts- und Strömungsverhältnissen sind die Schwämme kurzgestielt oder langgestielt, und der Becher ist apfel-, birnen- oder feigenförmig (Fig. 69 bis 71). Der Längsschnitt zeigt ein tiefes Osculum, in welches zahlreiche Kanäle einmünden, deren Achsen konzentrisch zur Krümmung der Außenfläche von unten nach oben verlaufen (Fig. 71).

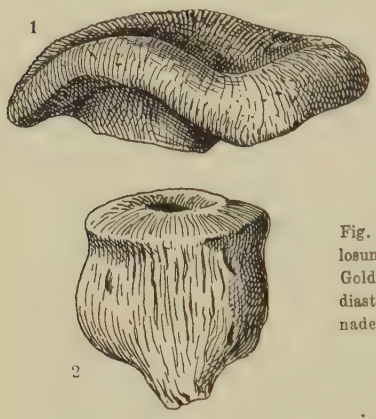


Fig. 67. 1: Cnemidiastrum rimulosum, ¾ nat. Gr. 2: Cnemidiastrum Goldfussi, ¾ nat. Gr. 3: Cnemidiastrum stellatum, einzelne Skelettnadel, $^{45}/_{1}$ nat. Gr. Weißer Jura Deutschlands.

Fig. 68. Verruculina aurita Roem., aus der „Quadratenkreide" von Linden bei Hannover. ½ nat. Gr.

8. Barroisia (Fam. Syconidae, Ord. Heterocoela, Unterklasse Calcispongia). Stockbildende Schwämme, deren Individuen seitlich verwachsen oder frei sind und sich zu Büscheln gruppieren. Die Äste sind hohl und durch Querböden in Kammern unterteilt, die ihrerseits wieder durch Scheidewände in kleine Kämmerchen zerlegt sein können. Die Körperwand ist aus drei Skelettlagen aufgebaut (wie bei den rezenten Syconiden); die Struktur der innersten Schichte ist unbe-

Fig. 69.

Fig. 70.

Fig. 71.

Fig. 69—71: Siphonia tulipa Zittel, aus der Oberkreide (Deutschlands und Englands). Fig. 71: Längsschnitt, nach *Zittel*.

kannt, die der mittleren besteht aus Dreistrahlern, die der äußeren aus „Stecknadelgarben", die sich glockenförmig nach außen erweitern. Im Innern jedes dieser zur Außenwand senkrecht gestellten Prismen läuft der zylindrische Kanal, der die Zufuhr von Wasser und Nahrung in den zentralen Darm ermöglicht. Kreideformation (Fig. 72, 73).

9. Cliona (= Vioa) (Fam. Clionidae, Ord. Monaxonia). Diese Schwämme führen eine bohrende Lebensweise und bewohnen sowohl die Kalkschalen lebender als toter Mollusken als auch Kalksteine, die sie wabenartig nach allen Richtungen durchlöchern. Da sie nur in Kalksteinen oder Kalkschalen bohren, so scheint es sich um eine durch Ausscheidung von Säuren bewirkte Bohrtätigkeit zu handeln, weshalb sie richtiger als „Ätzschwämme" statt als „Bohrschwämme" zu bezeichnen wären. Ihre Spuren sind namentlich in tertiären Ablagerungen häufig anzutreffen; die ersten Spuren von Bohrgängen fossiler Clionen (Fig. 74) kennt man aus dem Silur. Hat der Ätzschwamm das von ihm befallene Kalksteinstück oder die Konchylienschale nach allen Richtungen durchlöchert, so beginnt er sich auch auf der Außenseite auszubreiten und wächst unter günstigen Verhältnissen zu einem großen becherartigen Gebilde aus, das beim „Neptunsbecher" (Cliona patera Hardw.) eine Höhe von 1 m bei einer Breite von 30 cm erreichen kann (aus Hinterindien und Java bekannt; fossil bisher nicht nachgewiesen, da das Gewebe von Cliona schwer erhaltungsfähig ist).

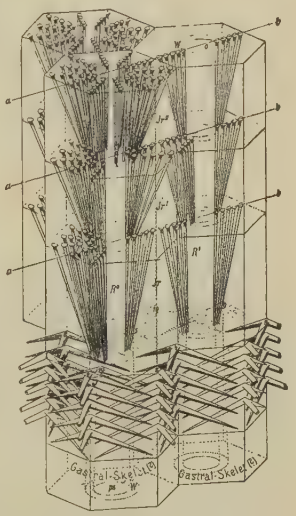


Fig. 72. Schematische Rekonstruktion des Skelettbaues in der Außenwand von Barroisia (vgl. Fig. 73). Über dem (unbekannten) *Gastralskelett* liegt das *Dreistrahlerskelett*, darüber drei Etagen des *Stecknadelskeletts*. Die Nadelkränze wurzeln in den Weichteilen (*W*) der Röhren (*R*) und breiten sich distal garbenförmig aus. In zwei Prismen sind die obersten Nadelkränze voll rekonstruiert, in den übrigen Prismenstücken nur zum Teil. — Die Nadelköpfe setzen die ursprüngliche Oberfläche der Äste zusammen. (Nach *H. Rauff*.)

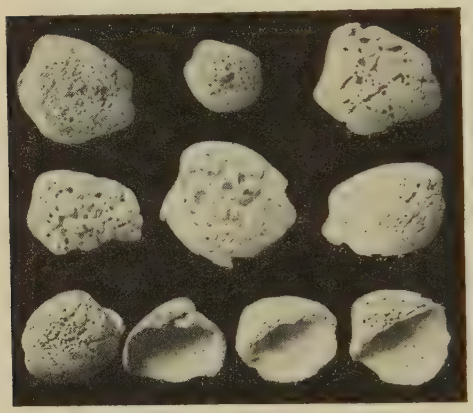
Zweiter Stamm: Cnidaria.

Erste Klasse: Hydrozoa.

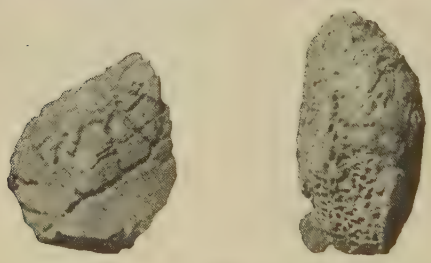
Bei den Hydrozoen findet ein Generationswechsel statt, der für diese Gruppe in erster Linie bezeichnend ist. Die ungeschlechtliche Generation (das Polypenstadium) führt eine festsitzende Lebensweise (nur in seltenen Fällen leben die Polypenformen

Fig. 73. Barroisia anastomans Steinm., aus der Unterkreide (Lower Greensand) Englands, in nat. Gr. — Links: Ansicht von oben, rechts: Vertikalschnitt durch einen Stock. (Nach *H. Rauff*.)

frei), während die geschlechtliche Generation (das Medusenstadium) frei lebt. Entsprechend der verschiedenartigen Lebensweise sind auch die Körperformen der beiden Generationen sehr verschieden; im ersten Falle bilden die festsitzenden Tiere entweder einzelne Individuen oder kolonienartige Stöcke, und in diesen Fällen kommt es zuweilen zu einer Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Individuen, indem einige der Ernährung dienen (Nährpolypen), andere der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, wobei Medusenknospen produziert werden (Medusenpolypen); dann gibt es mundlose Tastpolypen mit kurzen Fühlern (Tentakeln) und mundlose stachelartige Formen ohne Tentakel (Wehrpolypen), so daß die Individuen eines solchen Stockes tetramorph sind. Diese Teilung der Einzelindividuen eines Stockes findet sich besonders bei den Siphonophoren oder Röhrenquallen entwickelt.



A



B

Fig. 74. A: Von rezenten Ätzschwämmen zerlöcherte Schalen alttertiärer Bivalven (¾ nat. Gr.), die auf dem Boden des Ärmelkanals von den Wellen ausgewaschen und von der Brandung an die Küste geworfen werden; B: von tertiären Ätzschwämmen zerlöcherte Kalkgerölle des miozänen Meeresstrandes bei Neudorf an der March (Wiener Becken), etwa ½ nat. Gr.

Die Medusengeneration ist bisher niemals fossil nachgewiesen worden. Dagegen sind die ungeschlechtlichen Generationen der verschiedenen großen Abteilungen der lebenden Hydrozoen durch viele fossile Funde seit dem älteren Paläozoikum bekannt.

Die zarten, weichkörperigen Polypen sind nicht fossilisationsfähig, sondern nur die feste Ausscheidung des Ektoderms, welche die einzelnen Individuen des Polypenstockes zu einer Kolonie verbindet. Diese feste Schicht, das Periderm, ist von chitinöser Beschaffenheit, kann aber auch zuweilen verkalken und dicke Lagen bilden, welche Felsen oder Muschelschalen u. dgl. überkleiden und habituell an Korallen erinnern, aber in der Regel schon durch ihre geringe Größe sich leicht von diesen unterscheiden. Sie finden sich in der Gegenwart vielfach mit Korallen vergesellschaftet. Die Peridermbildung ist meistens nur auf die Basis der Polypenkolonien beschränkt; in der Oberfläche finden sich meist unregelmäßig umgrenzte Öffnungen von verschiedener Größe für die verschiedenen Typen der Polypenformen: kleine (Dactyloporen) für die mundlosen Tastpolypen und große (Gastroporen) für die Nährpolypen. Diese Öffnungen stellen die Mündungen der Wohnröhren (Zooidröhren) der Polypen dar und werden zuweilen beim Weiterwachsen des Stockes durch Querböden unterteilt, welche die bewohnten oberen Teile der Röhren von den älteren, unbewohnten trennen, so wie dies bei vielen

sessilen Tieren mit festem Skelett der Fall ist. Auch bei den stockbildenden Hydrozoen kommen sowohl massige Stöcke wie verästelte, ästige und fächerförmige Kolonien vor wie bei den Korallen.

Da nur die drei Ordnungen der Hydrocorallinen, Tubularien und Campanularien ein festes Periderm besitzen, so kommen nur diese drei Ordnungen der Hydrozoen bei der Frage nach der Einreihung der fossilen Formen in Betracht. Unter den drei übrigen Ordnungen haben die Trachymedusen nur ein Medusenstadium und die Polypengeneration fehlt, so daß wir von fossilen Vertretern der Gruppe keine Kenntnis besitzen, weil die zarten Medusenkörper nicht erhaltungsfähig sind; die Siphonophoren besitzen gleichfalls keine Polypen-, sondern nur die Medusengeneration; die Hydrarien mit Polypen- und Medusengeneration besitzen kein Periderm, so daß auch sie nicht fossil werden konnten. Dagegen haben wir in den Stromatoporida eine nur in fossilem Zustand bekannte Gruppe, die sowohl mit den Hydrocorallinen als auch mit den Tubularien Beziehungen aufweist und wahrscheinlich eine selbständige Ordnung der Hydrozoen darstellt.

Fig. 75. Milleporidium Remesi Steinm., aus dem oberen Jura (Tithon) von Stramberg in Mähren; Längsschliff durch eine Astspitze in $^{15}/_{1}$ nat. Gr. *t* = Querböden. (Nach *G. Steinmann.*)

Die Aufteilung der fossilen Hydrozoen auf die Gruppen der Hydrocorallinen und der Tubularien geschieht meist auf Grundlage der Struktur des Periderms. Bei den ersteren ist es aus unregelmäßigen Maschen aufgebaut, wie z. B. bei Milleporidium aus dem oberen Jura (Fig. 75), bei den letzteren dagegen aus Lamellen (Fig. 76), die zur Wachstumsrichtung senkrecht stehen (Horizontallamellen). Die Oberfläche dieser Stöcke trägt meist einzelne Stacheln oder Höcker. Hierher gehören z. B. die Gattung Heterastridium aus der Triasformation (Fig. 77) sowie die eigenartigen Hydractinien, die auf von Einsiedlerkrebsen bewohnten Schneckenschalen aufgewachsen sind und infolge der kriechenden Lebensweise dieser Krebse symmetrische Gestalten annehmen, wie sie einzelne lebende Arten (Fig. 78) und die im Ober-

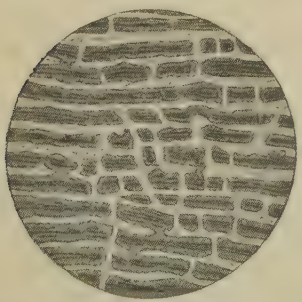


Fig. 76. Ellipsactinia ellipsoidea Steinm., aus dem Tithon Italiens, Vertikalschnitt in $^{8}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *Canavari.*)

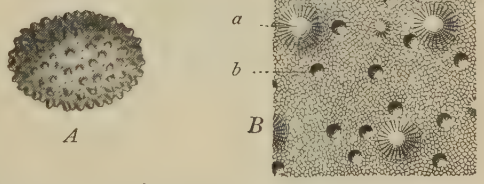


Fig. 77. Fossile Hydrozoe (Tubularie): Heterastridium monticularium Dunc. aus der oberen Trias des Balkans. — A: Gesamtansicht in nat. Gr.; B: Teil der Oberfläche in 7mal. Vergr.; *a* Höcker, *b* Mündung der Zooidröhren. (Nach *G. Steinmann.*)

cozän Ägyptens auftretende Hydractinia (= Kerunia) cornuta zeigen (Fig. 79), die jedoch dann, wenn sie nicht in Symbiose mit Paguriden leben, sondern auf festen Gegenständen des Meeresbodens aufsitzen, durchaus unregelmäßige Wachstumsverhältnisse aufweisen.

Die Stromatoporiden (vom Untersilur bis zur Kreide nachgewiesen) bildeten meist polsterförmige Überzüge auf Steinen oder Mollusken-

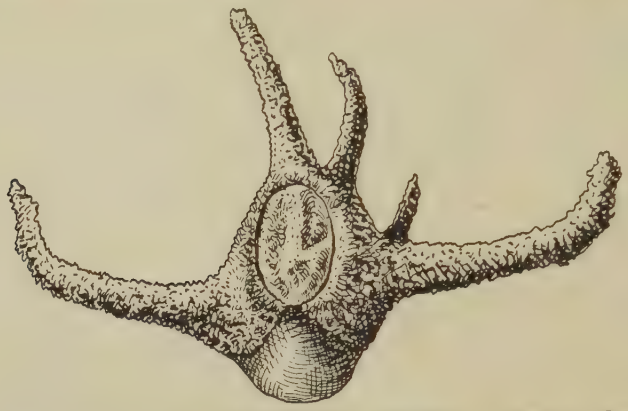


Fig. 78. Symbiose zwischen einem ein Schneckengehäuse bewohnenden *Paguriden* (Eupagurus varians van Ben.) und einer das Schneckenhaus überrindenden *Hydraktinie* („Kerunia-Symbiose"). Die dem Beschauer zugewendete Mündung der Schneckenschale ist durch die Außenfläche eines breiten Scherenfußes des Einsiedlerkrebses verschlossen. — Nat. Gr. (Nach *F. Doflein*.)

schalen, die aus übereinanderliegenden dünnen Lamellen, ähnlich wie die Tubularien, aufgebaut sind, während der Verlauf der diese Lamellen durchsetzenden Kanäle wieder an die Strukturverhältnisse der Hydrocorallinen erinnert. Die häufigste Gattung ist Stromatopora (vom Silur bis zur Kreide, Fig. 80). Die Stromatoporiden sind an dem Aufbaue devonischer Riffe weitgehend beteiligt und treten z. B. im Devon der Eifel in großen Mengen auf.

Fig. 79. Kerunia cornuta Mey. — Obereozän des Fayûm, Ägypten. — Original im Paläobiol. Inst. d. Wiener Univ. ½ nat. Gr.

Zweite Klasse: Scyphozoa.

Die Scyphozoen (= Acalepha) oder Scheibenquallen, deren glockenförmige, durch ihre Zartheit, Form und Farbe zu den schönsten Meerestieren gehörende Medusengeneration eine planktonische

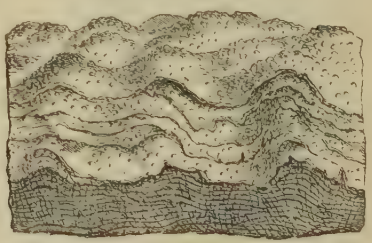


Fig. 80. Stromatopora tuberculata Nicholson, aus dem Devon von Ontario. Nat. Gr. (Nach *Nicholson*.)

Lebensweise führt und, wie dies bei den Quallen des Adriatischen Meeres der Fall ist, zu bestimmten Zeiten in ungeheuren Mengen auftritt (z. B. Rhizostoma Cuvieri im Triester Golf), um dann, von den Strömungen mitgetrieben, wieder zu verschwinden, sind schon seit dem älteren Paläo-

zoikum in fossilen Resten bekannt. Die Polypengeneration ist im Gegensatze zu den Hydrozoen (S. 70) nicht fossilisationsfähig und daher bei den fossilen Scyphozoen unbekannt; nur die gallertigen Medusenformen (Quallen) können unter gewissen Bedingungen fossil werden. Wenn Medusen auf den Strand geworfen werden, so werden sie durch die Sonne gedörrt und soweit gehärtet, daß sie, freilich meist etwas eingeschrumpft, bei rascher Umhüllung durch feinkörnige Sedimente ihren Abdruck in diesen Schichten zurücklassen können. Solche Abdrücke sind schon aus dem unteren Kambrium bekannt (Fig. 81), finden sich aber in besonderer Schönheit und großer Anzahl in den Steinbrüchen im lithographischen Schiefer (Oberjura) von Pfalzpaint in Bayern.

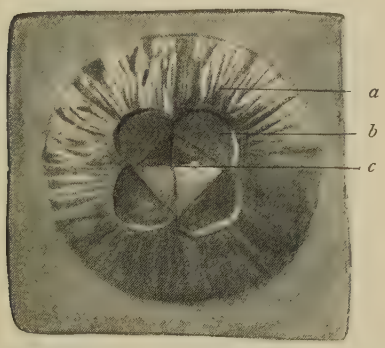


Fig. 81. Medusina costata Torr. aus dem mittleren Kambrium von Vestergötland. — ½ nat. Gr. *a* = Mundöffnung, *b* = Genitaltaschen, *c* = Randzone. (Nach *E. Stromer*.)

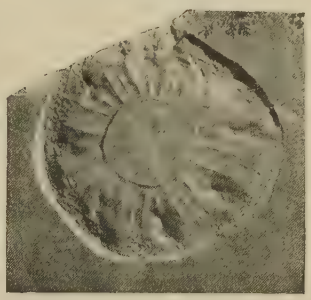


Fig. 82. Ephyropsites jurassicus Ammon, aus dem Tithon von Pfalzpaint (Bayern), in ⅕ nat. Gr. (Nach *L. v. Ammon*.)

Die erhaltenen Abdrücke gestatten freilich meist keine genaueren Vergleiche mit den lebenden Familien; die Mehrzahl der fossilen Scheibenquallen gehört wohl der Ordnung der Discomedusae an, wie die prächtigen Reste von Ephyropsites jurassicus (Fig. 82). Die Ordnungen der Stauromedusen, Peromedusen und Cubomedusen sind bisher fossil noch nicht bekannt. Für die Stammesgeschichte der Gruppe sind die fossilen Reste ganz belanglos.

Dritte Klasse: Anthozoa.

A. Unterklasse: Zoantharia.

Das Unterscheidungsmerkmal der Zoantharien im Vergleiche zu den Alcyonarien besteht darin, daß die letzteren nur acht Scheidewände und daher nur acht gefiederte Tentakel, die ersteren dagegen sechs, zwölf oder mehr (aber stets eine vielfache Zahl von sechs) Scheidewände und eine dieser Zahl entsprechende Zahl ungefiederter Tentakel besitzen.

Die Zoantharien (mit Ausnahme der Antipatharia mit Hornskelett und der skelettlosen Seeanemonen oder Actinaria) besitzen ein vom Ektoderm ausgeschiedenes, also äußeres Kalkskelett, dessen Struktur entweder poröse oder dicht ist. Dieses Kalkskelett trotzt in hohem Grade der Zerstörung und ist daher bei den fossilen Zoantharien mit jenen Ausnahmen, in denen das Skelett aufgelöst wurde und nur ein Steinkern der vom Tiere bewohnten Hohlräume erhalten blieb, sehr gut konserviert. Die Korallenskelette unterliegen jedoch einer bis zur

[illegible]lichkeit vorschreitenden Deformierung, wenn sie infolge der in älteren Teilen der Korallenriffe sich abspielenden Vorgänge aufgelöst werden. Die im Meerwasser enthaltene Kohlensäure bewirkt die Lösung des aus kohlensaurem Kalk bestehenden Korallenskelettes und die Ausfällung einer strukturlosen Felsmasse, die entweder bei überwiegendem Gehalt an kohlensaurem Kalzium als Kalkstein oder durch das Überwiegen des kohlensauren Magnesiums als Dolomit in Erscheinung tritt. Daher treten uns die Kerne der rezenten und fossilen Korallenriffe in der Regel als strukturlose Felsmassen entgegen, in denen keine Reste von Riffkorallen erkennbar sind. Auch in Gesteinen, in denen infolge des Gebirgsdruckes eine „Regionalmetamorphose" der fossilen Überreste eingetreten ist, pflegen die Skelette der Korallen bis zur Unkenntlichkeit zerstört zu sein.

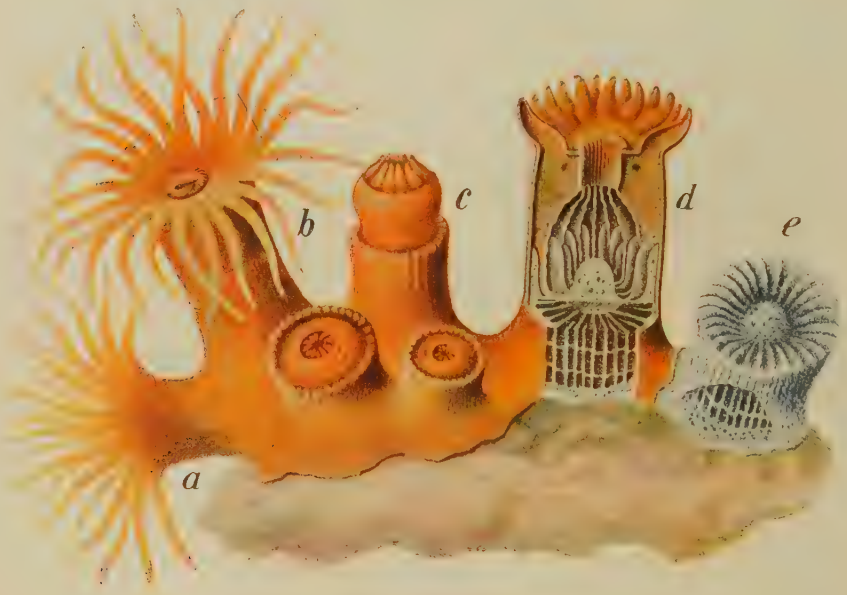


Fig. 83. Astroides calycularis Pall., lebend im Mittelmeer (vergr.)
Die beiden Individuen *a* und *b* mit ausgestreckten Fangarmen; *c* ist unter Verkürzung der Tentakel im Begriffe, sich in den Kalkbecher zurückzuziehen; zwei Tiere im Vordergrund völlig zurückgezogen; *d* ist der Länge nach durchschnitten, unten zwei Stockwerke der horizontalen „Tabulae", durch die sich die Tiere periodisch gegen die untersten Skelettpartien abgrenzen, von der sie die Weichteile zurückgezogen haben, um nach oben weiterzubauen. Bei *e* sind sämtliche Weichteile entfernt und man sieht das Mauerblatt, die Septen und die Columella, sowie unten die Tabulae. Die Kolonie sitzt einem Felsen auf.
(Originalzeichnung von Prof. *P. Pfurtscheller*.)

I. Allgemeiner Aufbau des Körpers. Da die Tiere nur in seltenen Fällen (z. B. Larven der meisten Einzelkorallen und die „Schwimmaktinien" oder Minyadidae) eine freilebende bzw. planktonische Lebensweise führen, sonst aber ausgesprochen sessil leben, so stellt sich das Tier als ein mehr oder weniger zylindrischer Körper dar, dessen Schlundrohr sich nach oben durch einen zentral gelegenen, von Tentakeln umgebenen Mund öffnet (Fig. 83). Von der Innenseite der Körperwand verlaufen radial stehende Scheidewände gegen die zentrale Achse des Tieres; ihnen entspricht die Zahl der Fangarme (Tentakel), die den [illegible] anzartig umrahmen. Die obere Endfläche des vom Körper [illegible]n Zylinders oder Kegelstumpfes bildet die kreisförmige Mund-[illegible] die untere, aufgewachsene Endfläche die Fußscheibe.

II. Bau des Skeletts. Der weiche Körper des Tieres wird durch ein kalkiges Skelett gestützt. Wir können in ihm folgende Gruppen von Bildungen unterscheiden: 1. basale, 2. radiale, 3. zentrale, 4. periphere, 5. transversale Skelettbildungen. Alle zusammen bilden den „Kelch" oder das „Corallum".

1. Basale Skelettbildungen. Wenn sich das jugendliche Tier, in dem die Skelettbildungen noch fehlen, am Meeresgrunde oder an Uferfelsen, an Foraminiferenschalen, Muschelschalen u. dgl. festgesetzt hat, so erfolgt zunächst die Ausscheidung einer basalen Fußplatte, die sich zwischen dem Ektoderm und dem Gegenstand, auf den sich das Tier geheftet hat, als eine Ausscheidung des Ektoderms entwickelt.

2. Radiale Skelettbildungen. Von der Fußplatte aus wachsen zwischen die weichen Scheidewände Kalkplatten hinein, die auf der Fußplatte senkrecht stehen und entsprechend der radialen Stellung der Scheidewände gegen die auf der Fußplatte vertikal stehende Körperachse gerichtet sind. Diese kalkigen Septen bedingen den sternförmigen Bau, den die Mündung des Kelches oder ein Querschnitt desselben zeigt, falls die Scheidewände eine rein radiale Anordnung besitzen. Bei den paläozoischen Rugosen herrscht jedoch nicht die bei den jetzt lebenden Madreporarien zu beobachtende reguläre Radialsymmetrie vor, sondern die Septen sind in bilateraler Symmetrie angeordnet.

Die Septenwände sind entweder glatt oder rauh; diese Rauhigkeiten können zu Dornen, vertikal stehenden Säulen und Blättern auswachsen, die sich zwischen je zwei Septen ausspannen und das Gerüst des Corallums versteifen.

3. Zentrale Skelettbildungen. Das Achsenzentrum des Kelches wird häufig von einer massiven Kalksäule, der Columella, gebildet, die durch viele bündelförmig gruppierte Kalkpfähle ersetzt werden kann; auch ist die zentrale Columella zuweilen von einem oder mehreren Kränzen zarter Kalksäulchen umgeben. In anderen Fällen kommt es zur Bildung einer zentralen Kalksäule dadurch, daß sich die in der Mittelachse zusammentreffenden Septen untereinander vereinigen, und man spricht in diesem Falle von einer „Pseudocolumella".

4. Periphere Skelettbildungen. Die von der Basalplatte aufsteigenden Radiärsepten werden in den meisten Fällen von einer tüten- oder röhrenförmigen Wand, der „Mauer" oder Theca umschlossen (bei den „Euthecalia"); diese Außenwand kann entweder fehlen (bei den „Athecalia") oder sie kann durch Verwachsung der peripheren Septenenden zustande kommen, so daß eine „falsche Mauer" oder Pseudotheca entwickelt wird (bei den „Pseudothecalia"). Eine Pseudothek kann aber auch dadurch zustande kommen, daß die von den Septen namentlich in der Randzone entspringenden Querbalken oder Querblätter sich so zahlreich und kräftig entwickeln, daß durch sie bzw. durch ihre Vereinigung sich in funktioneller Hinsicht dasselbe Ergebnis, das ist die Bildung einer das Corallum einschließenden Außenwand, einstellt. Es liegen jedenfalls ganz verschiedene Wege einer solchen Bildung vor, die als Konvergenzerscheinungen bewertet werden müssen. Zuweilen tritt auch noch eine innere Mauer auf, die auf zwei verschiedenen Wegen zustande kommen kann, nämlich entweder durch Querblätter zwischen je zwei Septen mit eigenem Verkalkungszentrum („Dissepimente") oder durch Verdickungen der Septenwände, die gegeneinander wachsen und auf diese Weise eine zu der Außenmauer konzentrische Wand im Innern des Corallums bilden.

Die Mauer ist (z. B. bei den Rugosen) von einer kalkigen Deckschichte, der Epithek, überkleidet, deren Fehlen oder Vorhandensein jedoch keinen Schluß auf die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Formen gestattet, da sich häufig nahe verwandte Formen bei den Madreporarien in dieser Hinsicht sehr verschieden verhalten. Bei den Rugosen ist die Epithek von Längsrunzeln oder Rugae bedeckt, welche den Zwischenräumen der Septen entsprechen, während die auf der Mauer hervortretenden Endflächen der Septenwände als **Rippen oder Costae bezeichnet werden.**

5. Transversale Skelettbildungen. Bei jenen Formen, deren Körper ein starkes Längenwachstum besitzt, rücken die Weichteile von der Basalplatte aus in die Höhe, und die von dem Tiere verlassenen älteren Teile des Kelches werden durch Querböden (Tabulae) abgeschlossen; dieser Verschluß der verlassenen Teile des Kelches kann aber auch durch die Ausbildung sehr zahlreicher Dissepimente bewirkt werden, und es können beide Arten des Verschlusses nebeneinander auftreten (Fig. 84).

III. Fortpflanzung. Bei den Korallen erfolgt die Vermehrung entweder auf geschlechtlichem oder auf ungeschlechtlichem

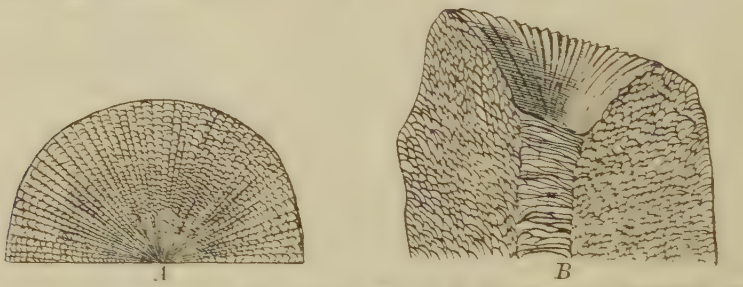


Fig. 84. Cyathophyllum anticostiense Bill., Obersilur Kanadas, in Querschliff und Längsschliff. Nat. Gr. (Nach *L. M. Lambe.*)

Wege. Es kann auch die geschlechtliche mit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung abwechseln, so daß es zu einem Generationswechsel kommt. Bei den skelettlosen Aktinien (Seeanemonen) findet meist eine geschlechtliche Vermehrung statt, wobei die Eier und Samen entweder von getrennten Individuum oder von einem einzigen produziert werden. Ebenso sind auch die meisten Madreporaria (S. 83) in der Regel Zwitter und gebären lebende Junge, die als Wimperlarven weithin verfrachtet werden können, bis sie sich an für sie geeigneten Stellen festsetzen.

Bei der Einzelkoralle Flabellum rubrum (Fig. 96) wächst die aus dem Munde des Muttertiers ausschwärmende Larve an einem Fremdkörper fest und bildet sich zu einem seitlich stark zusammengedrückten Kelch aus, der zwei Dornen an den Schmalseiten trägt. Aus diesem Kelche sproßt auf ungeschlechtlichem Wege (durch Knospung) ein neuer Kelch heraus, der später abfällt und, ohne wie die Schwärmlarve festzuwachsen, weiterlebt; aus ihm entstehen wieder auf geschlechtlichem Wege Schwärmlarven.

Ein ähnlicher Generationswechsel ist auch bei anderen Einzelkorallen, so bei den Pilzkorallen, z. B. bei Fungia, zu beobachten. Aus der sich festsetzenden Schwärmlarve entwickelt sich durch Knospung ein schwach verästelter Stock mit mehreren Kelchen an den Zweigenden; diese Kelche lösen sich vom Mutterstocke ab und bleiben frei; durch die

Wasserbewegung kommt die gewölbte Seite des freigewordenen Kelches nach oben zu liegen, während die flach tellerförmige Scheibe (die „Außenseite" bei einem normalen Einzelkorallenkelch) dem Boden aufliegt. Diese ungeschlechtliche Generation vermehrt sich nun entweder weiter durch Teilung oder es tritt die geschlechtliche Vermehrung wie bei Flabellum ein.

Bei den Stockkorallen findet dagegen die Vermehrung der Tiere neben der geschlechtlichen Fortpflanzung in ausgedehntem Maße auf ungeschlechtlichem Wege statt. Diese Vermehrung erfolgt entweder durch Teilung eines Individuums oder durch Knospung; die Knospe entsteht meist an der Außenseite oder an der Basis des Mutterkelches, kann sich aber auch im Inneren (Innenknospung) ausbilden. Dann kommt es gelegentlich zu der Erscheinung der Verjüngung, wenn das Tochtertier beim Weiterwachsen das Muttertier aus dem Kelche verdrängt bzw. über dasselbe in die Höhe wächst (Fig. 86A). Tritt eine Neubildung von Individuen ohne Loslösung vom Muttertiere ein, so entstehen die mäandrisch geformten, verzerrten Kelche wie bei Latimaeandraraea (Fig. 94A).

IV. Lebensweise. Weitaus die Mehrzahl der Zoantharien führt eine sessile Lebensweise; eine beschränkte Bewegungsfreiheit kommt den Seeanemonen zu. Die Pilzkorallen liegen dem Meeresboden als Einzelkorallen frei auf, während andere (z. B. Cycloseris) sich an Foraminiferenschalen ansetzen und dieselben zum Teil überwachsen (Fig. 85); auch eine Überwucherung von Würmern ist beobachtet worden, z. B. bei dem devonischen Pleurodictyum problematicum (Fig. 101).

Fig. 85. Cycloseris patera Menegh.; Eozän von Barcelona. — Nat. Gr. — Oben: von der Seite, unten: von unten gesehen. — Das Tier ist auf einem Foraminiferengehäuse (Orbitoides) festgewachsen. (Nach *J. Felix.*)

Die meisten Rugosen des Paläozoikums führten ein Einzelleben, aber schon bei ihnen (z. B. Cyathophyllum, Fig. 87B) tritt nicht selten eine Vereinigung verschiedener Individuen, die einer Stammutter entsprossen sind, zu „Kolonien" oder „Stöcken" auf, was für die überwiegende Mehrzahl der Madreporarien als Regel gilt. Dabei können die Kelche der verschiedenen Individuen entweder unmittelbar aneinanderstoßen, ohne daß es zur Bildung einer Ausfüllungsmasse durch die Epithek kommt, oder es entsteht zwischen ihnen ein maschiges Kalkgewebe, das Coenenchym, das ebenso wie alle übrigen Bestandteile des Korallenskelettes eine ektodermale Bildung darstellt.

Die Formen der kolonienbildenden Korallen sind außerordentlich mannigfaltig; zwischen krustenartigen Überzügen, halbkugelförmigen bis buschigen, baumförmigen, wenig verästelten und reich verzweigten strauchförmigen Gestalten finden sich alle erdenklichen Übergänge, die zum Teil auf die verschiedene Art der Vermehrung durch Teilung und Knospung zurückzuführen, zum Teile aber auch durch bloße Standortsverhältnisse (Nahrung, Licht, Wärme, Tiefe, Strömung usw.) bedingt sind, da sich selbst bei einer und derselben Art verschiedene Stockformen vorfinden. Wesentlich geringere Formschwankungen bieten uns die einzellebenden Typen dar, die meist eine kuhhornförmige oder lateral komprimierte Kegelgestalt oder einfache Röhrenform besitzen, in manchen Fällen aber (z. B. Cyclolites, Fungia, Cycloseris usw.) brotlaibartige bis pilzhutförmige Gestalten aufweisen.

Zuweilen sind in der Basalregion des Kelches der Einzelkorallen (z. B. bei Michelinia) Spreizen und Stützen entwickelt, die in ähnlicher Weise wie bei den sessilen, konvergent angepaßten Brachiopoden des Paläozoikums (Fig. 218) die Aufgabe zu erfüllen hatten, den Kelch festzuhalten.

Die riffbildenden Korallen sind heute auf ein verhältnismäßig enges Verbreitungsgebiet eingeschränkt, dessen Grenzen durch die sehr beschränkten Lebensmöglichkeiten für sie gegeben sind. Sie sind in ihrem Gedeihen in hohem Grade von der Temperatur des Meerwassers (alle Korallen sind marine Tiere) abhängig; nur in einem Wasser, dessen Temperatur nicht unter 20° C herabsinkt, können Riffkorallen reichlich gedeihen, und nur sehr wenige vermögen noch bei einer beständigen Temperatur von 18°C auszudauern. Sie sind also als stenotherme Organismen (im Gegensatz zu den durch Temperaturschwankungen weniger beeinflußten eurythermen Organismen) zu bezeichnen. Daher sind die heutigen Riffkorallen in ihrer geographischen Verbreitung auf die warmen Meere zwischen dem nördlichen und südlichen 28. Breitegrad beschränkt.

Die Riffkorallen sind aber nicht nur ausgesprochene Tropenbewohner, sie sind auch in hohem Grade von der Reinheit des Meerwassers in ihrem Gedeihen abhängig. Wo das Wasser durch Zufuhr von Schlamm getrübt ist, wo Süßwasser vom Lande her in größerer Menge zuströmt und wo sich nicht die ihre Nahrung bildenden planktonischen Organismen in genügender Menge vorfinden, sterben die Riffkorallen ab, weshalb z. B. das australische Wallriff an solchen Stellen, wo Süßwasser in das Meer einströmt und der Salzgehalt niedriger ist, unterbrochen erscheint.

Eine weitere notwendige Lebensbedingung der Riffkorallen ist ein hoher Sauerstoffgehalt des Wassers; daher bevorzugen sie Küstenregionen mit starker Brandung, in denen das Wasser durch die beständige Bewegung sehr reich an Sauerstoff ist. Weiter sind sie auch in hohem Grade vom Lichte beeinflußt; und da sie nicht nur allein in gut durchlüfteten, sondern auch nur in ausreichend durchlichteten Wasserschichten gedeihen können, liegt die untere Grenze ihrer Lebensmöglichkeit in einer Tiefe von ungefähr 40 m, selten tiefer.

Wir dürfen annehmen, daß die heute so überaus empfindlichen Riffkorallen auch in früheren Zeiten der Erdgeschichte dieselben Lebensgewohnheiten besessen haben. Wenn wir daher in verschiedenen Gesteinen höherer Breiten fossile Korallenriffe erhalten finden, so läßt sich daraus der Schluß ziehen, daß zur Zeit, da sich das Riff in voller Lebenstätigkeit befand, dieselben Lebensbedingungen auf demselben bestanden wie an den rezenten Korallenriffen. Wir werden daher annehmen müssen, daß die großen, vorwiegend von Thecosmilia-Arten zusammengesetzten Korallenriffe der oberen Triasformation der Alpen in einem Meere von mindestens 20° C aufgebaut wurden; dieselben Verhältnisse müssen in der Jurazeit in Süddeutschland, in den Alpen und Karpathen geherrscht haben. In Faxe (Dänemark) ist noch ein Riff aus der obersten Kreide erhalten; im Tertiär läßt sich ein schrittweises Zurückweichen der Riffkorallen aus nördlicheren in südlichere Breiten verfolgen. Im oberen Eozän wurde in der Nähe von Wien (Waschberg bei Stockerau) noch ein Riff aufgebaut, aber im Oligozän liegt die Nordgrenze der Riffe schon in Kärnten und Oberitalien; allerdings sind auch in Südengland noch zu dieser Zeit die Lebensbedingungen für Riff-

korallen vorhanden gewesen, wie das oligozäne Korallenriff von Brockenhurst beweist, das fast ausschließlich von der Gattung Dendrophyllia aufgebaut erscheint, aber vielleicht sind es hier warme, weiter als sonst in gleich hohen Breiten nach Norden reichende Meeresströmungen, ähnlich wie die des heutigen Golfstroms gewesen, die an dieser Stelle noch ein Riffleben für die Korallen gestatteten, während sie in Mitteleuropa bereits weiter nach Süden abgewandert waren. Im Miozän treten an vereinzelten Stellen des Wiener Beckens (z. B. bei Eggenburg) nur mehr lokale Rasen von Riffkorallen auf, ohne daß es zu einer Riffbildung gekommen wäre; im Pliozän endlich sind die riffbildenden Korallen aus allen europäischen Meeren verschwunden und seitdem nicht mehr zurückgekehrt.

Im Gegensatz zu den Riffkorallen sind die Einzelkorallen als weniger empfindliche Organismen zu bezeichnen. Sie treten nicht nur auch auf Schlammböden und hier sogar stellenweise in größeren Mengen auf (z. B. Trochocyathus vindobonensis im miozänen Tegel von Baden im Wiener Becken); sie sind auch weniger empfindlich gegen eine Herab-

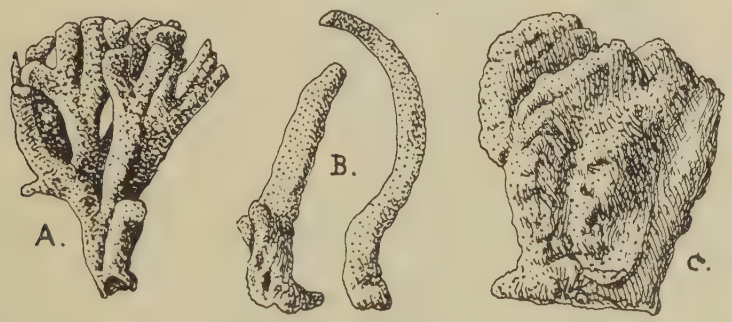


Fig. 86. Drei verschiedene Standortsformen einer Acropora-Art von Atoll Cocos Keeling (Kokosinseln): A verzweigte Form aus ruhigem Oberflächenwasser, B einstämmige Formen aus ruhigem Tiefenwasser, C klumpige Stockform aus der Brandungszone. (Nach *F. W. Jones*, 1907.)

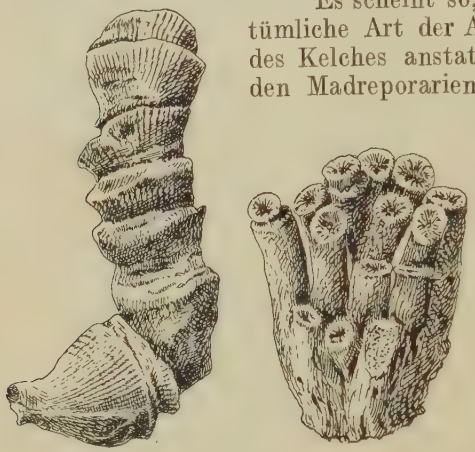
setzung der Temperatur, wie ihr Vorkommen in der heutigen Nordsee beweist.

Die Körperformen der Korallenstöcke wie der Einzelkorallen sind in hohem Grade von den Standortsverhältnissen abhängig, was früher sowohl bei der Unterscheidung der rezenten wie der fossilen Arten meist übersehen wurde (z. B. Fungia, Cyclolites). Wie groß die Unterschiede der Korallen je nach ihrem Standorte sein können, zeigt ein Vergleich der drei in Fig. 86 abgebildeten Formen einer und derselben Acropora-Art.

Die Anheftung ist bei den sessilen Korallen nicht gleichartig. Bei den Madreporarien (Hexakorallen) erfolgt die Anwachsung an feste Objekte mit der Basis des Corallums, die meist deshalb als Spitze eines Kegels erscheint, weil das Tier beim Weiterwachsen sich nicht nur in die Höhe, sondern auch in die Breite ausdehnt, tatsächlich erfolgt aber die Anheftung mit der scheibenförmigen Basalplatte. Anders ist dies bei den Rugosen (Tetrakorallen). Hier legt sich die Seitenwand des jungen Kelches dem Boden an; erst später löst sich der Kelch von ihm ab und wächst mehr oder weniger senkrecht in die Höhe (Fig. 87A), infolge des bei sessilen Tieren häufigen Bestrebens, den Mund möglichst hoch über den Boden zu erheben. Mit dieser Art des Anwachsens steht in Zusammenhang, daß die konvexe Seite der meist kuhhornartig gekrümmten Kelche

der Rugosen i. d. R. die untere, die konkave dagegen die obere ist. Nur sehr selten erfolgt die Anheftung mit der konkaven Seite; in diesem Falle werden jedoch hohle Fortsätze ausgebildet, die als Spreizen und Wurzeln funktionieren. Wenn es nicht zu einer Anheftung des Kelches auf dem Boden oder an auf demselben liegenden festen Objekten kommt, so behält die Koralle die Form eines gebogenen Kegels, der mit einer Längsseite dem Boden frei aufliegt und dessen Inneres durch einen kalkigen Deckel, wie er z. B. bei Calceola sandalina (Fig. 91 B) ausgebildet ist, vor dem Eindringen von Tonschlamm geschützt wird.

Es scheint so, als ob die den Rugosen eigentümliche Art der Anheftung an einer Seitenfläche des Kelches anstatt an dessen Spitze, wie sie bei den Madreporarien stattfindet, die Veranlassung zu der Ausbildung und Festhaltung der bilateralen Symmetrie im Gegensatze zu der radialen Symmetrie der Madreporaria gebildet hat (W. Yakowlew, 1910, H. Gerth, 1919).



A B

Fig. 87. A: Cyathophyllum ceratites, aus dem Devon von Timan (Rußland), etwa ¾ nat. Gr. (Nach *N. Yakowlew.*) B: Cyathophyllum caespitosum, aus dem Devon der Eifel, in ¾ nat. Gr. (Nach *K. A. v. Zittel.*) (Bei A Innenknospung, bei B Seitenknospung.)

Die Nahrung der Korallen besteht aus mikroplanktonischen Organismen, die durch Wimperbewegungen der Tentakel dem zentralen Mund zugestrudelt werden. Die Feinde der Korallen sind heute die größeren, starkscherigen Krebse sowie Fische mit harten Gebissen oder Kieferrändern; einige fossile durophage Fische, z. B. Lepidotus (Fig. 543) aus dem oberen Jura, scheinen sich vorwiegend von Korallentieren genährt zu haben.

Ordnung: Hexactiniaria.

1. Unterordnung: Rugosa.

I. Skelettbau der Rugosen. Die wesentlichsten Kennzeichen der Rugosen bestehen in der Anordnung der Septen, sowie in der seitlichen Anheftung des Kelches an eine feste Unterlage, ferner in der Ausbildung einer die Mauer umhüllenden Runzelschichte (Epithek), deren Längsrunzeln (Rugae) dieser Gruppe ihren Namen gegeben haben.

Die Septen (Fig. 88, 89, 90) zeigen bei allen Rugosen eine ausgesprochen bilateralsymmetrische Orientierung. Zuerst kommt in der Mittellinie des Kelches ein Septenpaar zur Ausbildung, das als Hauptseptum und Gegenseptum unterschieden wird (Fig. 88, 1, 1). Diesem folgt zu beiden Seiten des Hauptseptums, von diesem entspringend, das erste Paar Flügelsepten oder Seitensepten (2). Beide Septenpaare (Haupt- und Flügelsepten) werden als Primärsepten den später zur Ausbildung gelangenden Sekundärsepten gegenübergestellt und ihnen in der Regel noch das dritte, dem Gegenseptum genäherte Septenpaar, das als zweites Seitenseptenpaar bezeichnet wird (3), angereiht. Der Grundplan des Septenbaues geht also auch bei den Rugosen auf

eine Zahl von sechs Septen zurück, wie bei den Madreporarien, deren Jugendstadien gleichfalls eine bilateral symmetrische Gruppierung der drei Primärseptenpaare zeigen, die später in eine rein radiäre Anordnung der Primärsepten und der später sich zwischen sie einschaltenden Sekundärsepten übergeht. Bei den Rugosen bleibt jedoch der Septenbau fast stets bilateral symmetrisch und die nach der Bildung der sechs Primärsepten auftretenden Sekundärsepten (*a*, *b*, *c*) ordnen sich nicht radial, sondern fiederstellig an die älteren Septen an (Fig. 89). Sie entstehen nicht gleichmäßig in den sechs Interseptalräumen wie bei den Madreporarien, sondern ausschließlich in den Quadranten zwischen 1 und 2 sowie 2 und 3 jederseits, während sich zwischen dem Septum 3 und 1 jederseits keine Sekundärsepten vorfinden. Diese Anordnung war die Veranlassung, die Rugosen als „Tetracoralla" den „Hexacoralla" oder Madreporarien gegenüberzustellen. Eine den Rugosen eigentümliche Bildung ist die einer „Fossula", einer das Hauptseptum umgebenden Grube (Fig. 89).

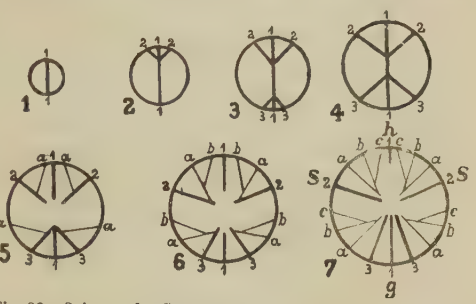


Fig. 88. Schema der Septenanlage in einem *Rugosenkelche*. 1—7 stellen sieben übereinanderliegende Querschnitte durch den Kelch dar. — 1, 2, 3 = Primärsepten, *h* = Hauptseptum, *g* = Gegenseptum, *s* = Seitenseptum, *a*, *b*, *c* = Nebensepten. (Nach *Carruthers*, aus *Zittel*.)

Bei den sich als Kolonien oder „Stöcke" zusammenschließenden Rugosen tritt eine radiäre Symmetrie der Septen auf, die auch schon bei manchen rugosen Einzelkorallen zu beobachten ist. In diesem Falle findet häufig ein Alternieren je eines längeren und je eines kürzeren Septums statt (Fig. 90).

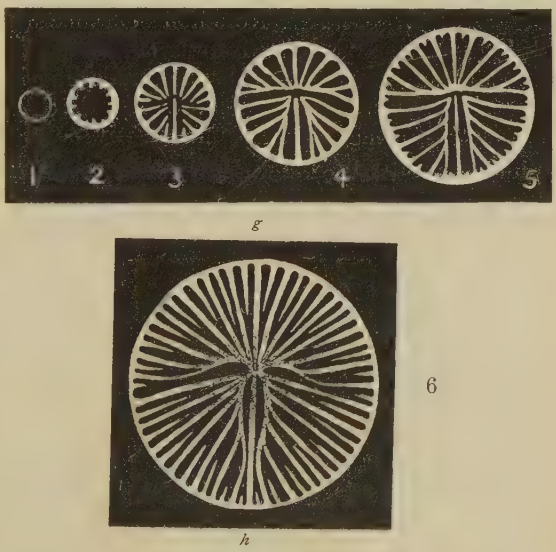


Fig. 89. Sechs aufeinanderfolgende Altersstadien von Streptelasma profundum Owen, aus dem untersten Silur Nordamerikas. Querschnitte durch die Kelche in $^3/_1$ nat. Gr. (Nach *Th. Cl. Brown*.) *h* = Hauptseptum, von der Fossula umgeben, *g* = Gegenseptum.

Die Vereinigung mehrerer Individuen zu Korallenstöcken findet innerhalb einzelner Arten in wechselnder Weise statt; so tritt Cyathophyllum helianthoides aus dem Devon Deutschlands entweder als Einzelkoralle oder zu massiven Stöcken vereinigt auf.

II. Geologische Verbreitung. Die ersten Rugosen erscheinen in untersilurischen Ablagerungen Nordamerikas und Europas. Treten sie hier einstweilen nur vereinzelt auf, so erreichen sie im oberen Silur eine hohe Blüte, die auch noch im Devon andauert. Auch die Kalke der

Steinkohlenformation enthalten stellenweise viele Reste von Rugosen, die sich hier ebenso wie schon zuerst im oberen Silur als Riffbauer betätigen; so sind Riffbauten von Rugosen aus dem Obersilur von Gotland, aus dem Devon der Eifel und aus dem Karbon Belgiens bekannt, ohne daß jedoch so gewaltige Riffbauten aus diesen Formationen bekannt wären wie aus späterer Zeit (z. B. die Lithodendronriffe der alpinen Trias, von Madreporarien aufgebaut). Im Perm gehen die Rugosen sichtlich zurück und gehören hier zu selteneren Funden. In der Trias scheinen die Rugosen bereits erloschen gewesen zu sein.

Fig. 90. Heliophyllum Halli Edw. et Haime, aus dem Mitteldevon des östlichen Nordamerikas. Querschnitt durch den Kelch eines erwachsenen Individuums, in ½ nat. Gr. (Nach *Th. Cl. Brown.*)

III. Beispiele von rugosen Korallen. 1. Streptelasma (Fam. Zaphrentidae). Diese als Einzeltier lebende Koralle erinnert in ihrer Gesamtform an die Hippuriten (sessile Bivalven) der Kreideformation. Die Zahl der Septen kann bei erwachsenen Exemplaren bis auf 130 steigen; jüngere (Fig. 89) zeigen den bilateralen Kelchbau sehr deutlich. An der Außenseite (Fig. 91 A) sind die Rugae (Runzeln) der Epithek sehr scharf ausgeprägt und die fiederstellige Stellung der Septen (vgl. S. 81) infolgedessen auch äußerlich zu verfolgen. Die Gattung erscheint zuerst im Untersilur und erlischt wieder im oberen Silur.

2. Cyathophyllum (Fam. Cyathophyllidae). Einzelkorallen oder locker verbundene Kolonien oder massive Stöcke mit innerer oder seitlicher Knospung bzw. Teilung (Fig. 87). In den Riffkalken des mittleren und oberen Devons Deutschlands häufig. C. ceratites ist ein Beispiel einer Einzelkoralle (Fig. 87 A), C. caespitosum (Fig. 87 B) tritt als büschelförmiger Stock mit lose verbundenen Individuen auf, C. hexagonum bildet Stöcke mit dicht aneinanderschließenden Kelchen.

Fig. 91. A: Streptelasma europaeum Roem. (Fam. Zaphrentidae), aus dem Untersilur Esthlands; als Moränengeschiebe in Schlesien gefunden. — Nat. Gr. — *H* = Hauptseptum, *S* = Seitenseptum.

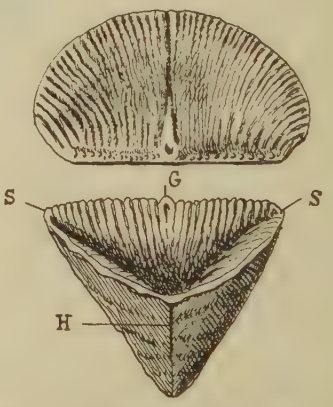


Fig. 91. B: Calceola sandalina Lam. — Mitteldevon Deutschlands. — Nat. Gr. (Nach *Kunth.*) — *H* = Hauptseptum, *G* = Gegenseptum, *S* = Seitensepten. — Oben: Deckel der Koralle, von der Innenseite gesehen.

3. Calceola (Fam. Calceolidae). Die Tiere lebten einzeln auf Schlammboden; C. sandalina (Fig. 91 B) ist ein Leitfossil des deutschen Mitteldevons. Der pantoffelförmige Kelch wird von einem Kalkdeckel verschlossen; die flach dem Boden aufliegende, im Profil konvexe und scharf gekantete Kelchseite entspricht in physiologischer Hinsicht der

konkaven Seite der kuhhornförmig gekrümmten Rugosen, z. B. Cyathophyllum ceratites (Fig. 87 A) usw. Die verwandte Gattung Goniophyllum besitzt einen Kelch in der Form einer vierkantigen Pyramide, die von einem aus vier Stücken bestehenden Deckel verschlossen wird.

2. Unterordnung: Madreporaria.

I. Skelettbau. Die Madreporaria unterscheiden sich von den Rugosen hauptsächlich durch die nur in der Jugend bilaterale, im erwachsenen Zustand aber fast ausnahmslos radiär symmetrische Stellung der sechs gleichzeitig entstehenden Hauptsepten (der drei Primärseptenpaare), die den sogenannten I. Zyklus bilden (Fig. 92, 1); bei den Rugosen entstehen die ersten sechs Septen paarweise nacheinander, ein Wachstumsvorgang, der bei den lebenden Madreporarien auch an den ersten sechs Mesenterienpaaren stattfindet, deren Entwicklung der der kalkigen Septen vorausgeht. Den ersten sechs Hauptsepten der Madreporarien schalten sich in regelmäßigen Abständen sechs Septen des II. Zyklus ein, denen zwölf des III. Zyklus folgen. Dann schieben sich zwischen den Septen des I. und III. die zwölf Septen des IV. Zyklus ein, weiter zwischen die Septen des II. und III. Zyklus zwölf Septen des V. Zyklus usw.; auf diese Weise können bei hochspezialisierten Typen bis zu acht Zyklen von Septen auftreten. Da die Septen der jüngeren Zyklen kürzer zu sein pflegen als die unter sich meist gleich langen Septen eines älteren Zyklus, so ist die Analyse des Septenbaues leicht möglich.

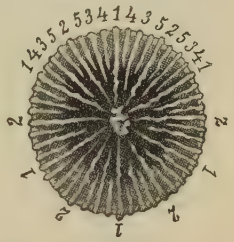


Fig. 92. Septenanlage in einem *Madreporarienkelche*. 1—5 = Septen des ersten bis fünften Zyklus. — Vergr. 2,5:1. (Parasmilia australis M. E. et H., aus der Oberkreide Englands.) (Nach *E. Stromer*.)

Die Anheftung der Madreporaria erfolgt niemals mit einer Längsseite des Kelches, sondern mit der Basalplatte; es kommen aber auch freilebende Einzelkorallen (mit sehr beschränkter Bewegungsfähigkeit) vor. Die überwiegende Mehrzahl der Madreporaria hat jedoch das Einzelleben mit dem Kolonienleben vertauscht.

II. Geologische Verbreitung. Sämtliche heute noch lebenden Riffkorallen und überhaupt alle rezenten „Steinkorallen" gehören der Unterordnung der Madreporaria an. Sie erscheinen zum ersten Male in der Triasformation und erobern hier das Lebensgebiet der paläozoischen Rugosen, die in der Permzeit außerordentlich selten geworden waren und wahrscheinlich ohne Nachkommen erloschen sind. Man hat zwar vielfach angenommen, daß die Madreporarien die Nachkommen der Rugosen darstellen, aber dieser Hypothese steht entgegen, daß die Rugosen eine ausgesprochene Fiederstellung der Septen aufweisen, die bei den Madreporarien stets fehlt. Daß die Madreporarien ursprünglich einen bilateralsymmetrischen und nicht radialsymmetrischen Kelchbau besaßen, wie aus dem Verhalten der Septen bei Jugendformen hervorgeht, spricht jedoch dafür, daß die Rugosen und Madreporarien jedenfalls in einer gemeinsamen Wurzel zusammenlaufen, aber sonst getrennte Stammeslinien darstellen. Ob das Erlöschen der Rugosen in der Permformation vielleicht mit der durch die permische Eiszeit bedingten weitgehenden Abkühlung der Meere zusammenhängt, ist noch eine offene Frage.

III. Systematik. Die Unterscheidung und Gruppierung der zahllosen fossilen und lebenden Arten der Madreporaria ist noch nicht in vollkommen befriedigender Weise durchgeführt. Die Körpergestalt,

die sehr häufig als systematisches Merkmal bei der Artunterscheidung verwendet wurde, schwankt je nach den Standortsverhältnissen in ziemlich weiten Grenzen, und unter diesem Gesichtspunkte sind die zahlreichen „Arten" stark variabler Typen, wie z. B. Cyclolites (Fig. 93) aus der oberen Kreide (Gosauschichten) der Alpen zu bewerten. Ebenso schwankt auch die Septenbildung in ziemlich weiten Grenzen. Auch das Fehlen oder Vorhandensein oder Ersatz der Mauer ist selbst bei sehr nahe verwandten Arten (z. B. Caryophyllia) zu beobachten, bzw. der Ersatz einer „echten Mauer" durch eine „falsche Mauer". Das gleiche gilt bezüglich der Epithek. Die bisher unterschiedenen Familien der Madreporaria sowie die verschiedenen „Gattungen" und „Arten" stellen somit vielfach nur provisorische Gruppierungen dar.

Die rezenten Korallenriffe werden der Hauptsache nach von verschiedenen Gattungen der Madreporarien, vor allem von Arten der Gattungen Acropora (= Madrepora Fig. 86), aufgebaut, deren Zweigenden im Leben in den prächtigsten Farben (Rot, Violett, Smaragdgrün, Orange, Braun) erscheinen, die durch die Färbung von mit den Korallen symbiotisch lebenden Algen bedingt sind. Neben den Acroporen spielen auch die Maeandrina-Arten sowie die Gattungen Porites und Fungia als Riffbildner eine große Rolle. Auch die Feuerkoralle (Millepora) gehört zu den Riffbauern, während die rezenten Sternkorallen (Astraeidae) fast immer nur als rasenförmige Überzüge der Felsen erscheinen (z. B. Cladocora caespitosa L. an den Küsten Südeuropas).

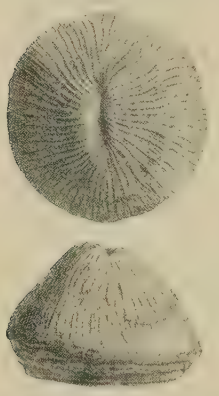


Fig. 93. Cyclolites undulata, Blainv., aus der oberen Kreide (Gosauschichten) der Gosau, Oberösterreich. ½ nat. Gr. (Nach *J. Felix.*)

Unter den zahlreichen Familien der Madreporarien spielen in der Vorzeit die Astraeidae, Fungidae, Turbinolidae und Madreporidae die wichtigste Rolle; mit Ausnahme der letztgenannten finden sich in jeder dieser Stammesreihen sowohl „Einzelkorallen" als zusammengesetzte „Stöcke" oder „Kolonien". Besonders vielgestaltig ist die Familie der Astraeiden, in der Einzelkorallen (z. B. Montlivaultia, Fig. 94 B) gegen die Kolonien (z. B. Isastraea, Fig. 94 C, Thecosmilia, Latimaeandraraea, Fig. 94 A) zurücktreten. Bei der Vereinigung der Kelche zu Stöcken fließen die Septen zusammen und verwachsen zu Trennungswänden an den Kelchgrenzen wie bei Isastraea (Fig. 94 C) oder die Kelche schließen sich zu maeandrisch gewundenen Kelchreihen zusammen, die voneinander durch bergkammartig verlaufende Grenzwände getrennt erscheinen (Latimaeandraraea, Fig. 94 A).

IV. Beispiele. 1. Cyclolites (Fam. Fungidae). Diese Gattung gehört zu den häufigsten Fossilfunden in den Gosauschichten (obere Kreideformation) der Alpen (Fig. 93), ist aber auch, allerdings selten, im Jura und Eozän gefunden worden. Die Basis der brotlaibförmigen, mit tiefen Radialfurchen versehenen und in der Mitte der Oberseite schlitzförmig vertieften Kelche ist flach; die Form der Kelche wechselt je nach den Standortsverhältnissen in sehr weiten Grenzen, ist bald sehr flach, bald halbkugelförmig bis pyramidenförmig, was zur Unterscheidung zahlreicher „Arten" geführt hat, was ja oft geschieht, wenn keine Rücksicht auf solche Formunterschiede genommen wird, die allein durch die individuellen Verschiedenheiten der Lebensweise bedingt sind. Die

enormen Schwankungen in der allgemeinen Körperform, die sich innerhalb der lebenden Fungia-Arten nachweisen ließen (L. Doederlein 1902) finden sich ganz ebenso bei Cyclolites.

2. Latimaeandraraea (Fam. Fungidae). Lappige und ästige Stöcke, deren Kelche in maeandrisch verlaufenden Längsreihen angeordnet sind; die Reihen sind gegeneinander durch Kämme abgegrenzt, während innerhalb einer Reihe die Septen je zweier Kelche ineinanderfließen (Fig. 94 A). Von der Trias bis zur Kreide.

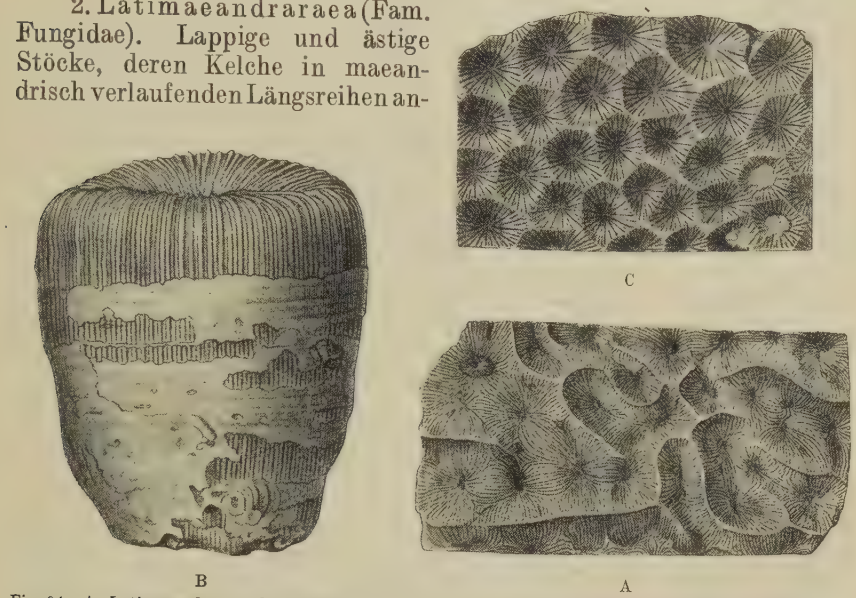


Fig. 94. A: Latimaeandraraea Sömmeringi Goldf., Korallenkalk von Nattheim in Schwaben (Weißer Jura E). B: Montlivaultia obconica Münster, ebendaher. C: Isastraea crassisepta Goldf., ebendaher. (Nach *E. Fraas.*)

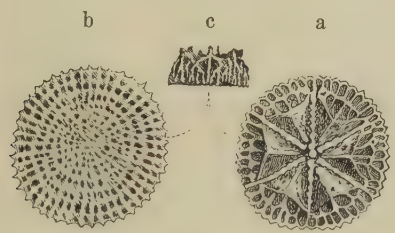


Fig. 95. Stephanophyllia elegans Brown, aus dem Pliozän von Stazzano bei Modena; a von oben, b von unten, c von der Seite; a und b vergr., c nat. Gr. (Nach *K. A. Zittel.*)

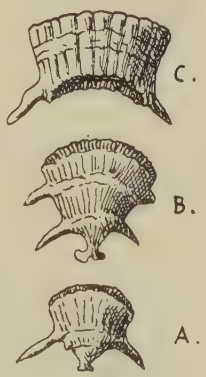


Fig. 96. Flabellum rubrum Q. G. var. Stockesi E. H. — Rezent im Indischen Ozean. — Nat. Gr. — (Nach *Semper.*) — Die Schwärmlarve wächst nach dem Anwachsen zuerst zu einem seitlich stark komprimierten Kelch aus, der von den zwei Kantendornen unterstützt wird (A); aus ihm entsteht auf ungeschlechtlichem Wege (durch Knospung) ein neuer Kelch, der mit dem Mutterkelch zusammen scheinbar ein Individuum bildet (B); später fällt jedoch diese Knospe ab und lebt allein weiter, ohne jedoch festzuwachsen (C). Dann setzt jedoch wieder die geschlechtliche Fortpflanzung ein und die Schwärmlarven setzen sich wieder am oder im Meeresboden fest.

3. Montlivaultia (Fam. Astraeidae). Einzelkelche (Fig. 94 B) von meist plumper Gestalt mit rundem Querschnitt. Diese in der Trias häufige, im Tertiär seltene Gattung ist in den oberjurassischen Korallenkalken von Nattheim sehr häufig.

4. Isastraea (Fam. Astraeidae). Stockbildend, Kelche dicht gedrängt, Zellwände durch Verwachsung der Septen gebildet. Trias bis Tertiär; in den Nattheimer Korallenkalken häufig (Fig. 94 C).

Fig. 97 A.

5. Thecosmilia (Fam. Astraeidae). Die Gattung (= Lithodendron = Calamophyllia) ist mit Th. clathrata ein wichtiges Leitfossil des Dachsteinkalkes (Lithodendronkalk), von dessen grauer Grundmasse sich die hellen Kelchdurchschnitte sehr deutlich abheben. Die büschelförmigen, aus langen, weit voneinander abstehenden Kelchen gebildeten Kolonien erreichen zuweilen eine bedeutende Größe.

6. Stephanophyllia (Fam. Eupsammiidae). Kleine Einzelkorallen mit scheibenförmiger Kelchbasis und zahlreichen zarten, ein Netzwerk bildenden Septen, das dadurch zustande kommt, daß nur die sechs Hauptsepten bis zur Kelchmitte reichen, die später angelegten Septen aber durch Querleisten miteinander verbunden erscheinen. Die Gattung ist aus der Kreide und dem Tertiär bekannt (Fig. 95).

7. Flabellum (Fam. Turbinolidae). Einzelkorallen, deren Kelch spitz zuläuft und seitlich stark komprimiert ist. Generationswechsel (S. 76). Mitunter kleine flügelartige Fortsätze oberhalb der Basis vorhanden. Tertiär bis Gegenwart (Fig. 96).

8. Diploctenium (Fam. Turbinolidae). Einzelkoralle, in den Gosauschichten der Ostalpen (Oberkreide) stellenweise häufig. Der Kelch (Fig. 97 A, 1) ist in früher Jugend mit seiner Spitze festgewachsen; sobald jedoch der Kelch zu wachsen beginnt (2, 3) löst sich das Tier von seiner Unterlage ab und kommt nun auf eine Seite zu liegen. Nun wachsen die Kelchecken zu Hörnern aus, die sich mit ihren Spitzen gegeneinander wenden (4), bis sich diese berühren (5) und in einzelnen Fällen (6) sogar übereinanderschieben. Die einzelnen Individuen zeigen je nach den Standortsverhältnissen beträchtliche Form-

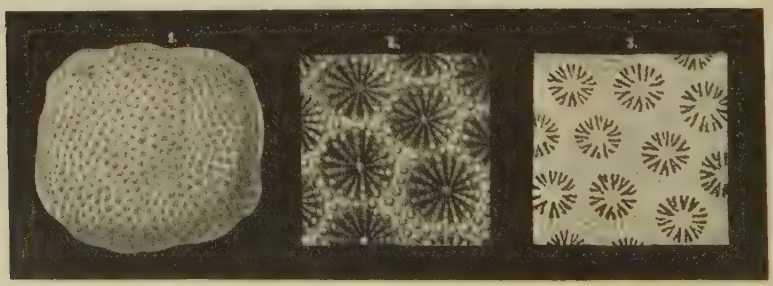


Fig. 97. B: Astroccenia Koninckı M. Edw. et Haime, aus der oberen Kreide (Gosauschichten) der Gosau, Oberösterreich. 1: Ansicht des Stockes in nat. Gr., 2: Teil der Oberfläche, vergr., 3: Querschliff durch einen Stock. (Nach *A. E. Reuss.*)

schwankungen, die bisher als verschiedene „Arten" unterschieden zu werden pflegten.

9. Astrocoenia (Fam. Stylophoridae). Stockbildende Korallen von unregelmäßiger, kugeliger Gestalt. Die Räume zwischen den kräftigen Septen bleiben leer. Trias bis Tertiär; in der Gosaukreide der Alpen häufig (Fig. 97 B).

B. Unterklasse: Alcyonaria.

Der fundamentale Unterschied zwischen den Alcyonarien und Madreporarien besteht darin, daß bei den ersteren acht Scheidewände im Kelch auftreten, bei den letzteren dagegen sechs (oder in einer vielfachen Zahl von sechs). Dementsprechend sind bei den Alcyonarien, die auch „Octocorallia" im Gegensatz zu den „Hexacorallia" (= Madreporaria) genannt werden, acht Fangarme entwickelt, an denen zweizeilige Fiedern stehen.

Vorherrschend finden sich die Alcyonarien in stockförmigen Kolonien, während Einzeltiere (Einzelkorallen) seltener auftreten. Diese Stöcke sind entweder polsterförmig oder als unregelmäßige Klumpen entwickelt (z. B. die lebende Lederkoralle, Alcyonium digitatum aus der Nordsee) oder zeigen ein Wachstum wie manche Tabulaten (s. diese), da sich die langgestreckten, röhrenförmigen Kelche wie dichtstehende Orgelpfeifen zu büschelförmigen Klumpen vereinigen (z. B. die Orgelkoralle, Tubipora); andere sind verästelt wie die Edelkoralle (Corallium rubrum) des Mittelmeeres oder die Hornkoralle (Gorgonia). Wieder andere erinnern in ihren Wachstumsverhältnissen an Vogelfedern und werden deshalb auch Seefedern genannt (z. B. Pennatula); bei ihnen ist der Stock in einen unteren, nackten Stielteil und einen oberen, federnförmig verbreiterten Abschnitt getrennt. Bei diesen Federkorallen ist auch eine beschränkte Eigenbewegung beobachtet worden; sie stecken mit dem nackten Stiele im Meeresboden und bohren sich bei Gefahr in den Boden ein. Die Stielteile fossiler Federkorallen oder Pennatuliden, die als Graphularia beschrieben worden sind, wurden früher mit Belemniten (s. diese) verwechselt. Die Federkorallen sind ferner dadurch bemerkenswert, daß bei ihnen ein Dimorphismus der Polypenindividuen einer Kolonie auftritt; neben den normalen Polypen finden sich Zwergindividuen, die zuweilen keine Tentakel haben und zum Teil der Wasserzufuhr, also der Respiration, dienen dürften.

Die Alcyonarien besitzen nur in seltenen Fällen ein solides Kalkskelett wie die Madreporarien (z. B. die Edelkoralle); sonst ist das Skelett entweder durchaus hornig und enthält im Mesoderm kleine, lose verteilte Kalkkörperchen (Spiculae), die bei allen Madreporarien fehlen. In anderen Fällen wechseln Horn- und Kalklagen im Achsenskelett ab. Die Bedingungen zur Erhaltung fossiler Reste sind daher bei den Alcyonarien viel ungünstiger als bei den Madreporarien, und wir verdanken nur besonders glücklichen Umständen die Kenntnis einiger fossiler Lederkorallen (Alcyonacea).

In der Lebensweise unterscheiden sich die Alcyonarien vor allem dadurch von den Madreporarien, daß sie nicht so empfindlich gegen niedere Wassertemperaturen sind und auch vom Licht nicht in gleich hohem Grade abhängig sind. Daher finden wir sie einerseits in höheren Breiten, andererseits in großen Meerestiefen; in den Küstenregionen sind sie nicht sehr häufig.

Die Helioporiden, die als Helioporacea eine eigene Ordnung der Alcyonarien bilden und allen übrigen, in der Ordnung der Alcyonoidea zusammengefaßten achtarmigen Korallen gegenübergestellt werden, sind in der Gegenwart nur durch eine einzige Art (Heliopora coerulea) auf Riffen des indoaustralischen Archipels vertreten. Diese Art bildet kleine, in ihrem Wachstum und der Ausbildung eines dicken Kalkskelettes stark an Madreporarien erinnernde Stöcke, die jedoch von achtarmigen Polypen aufgebaut werden und somit den Alcyonarien zuzurechnen sind. Einige wenige fossile Formen sind einstweilen nur bis zur Kreide (z. B. Polytremacis aus der Gosaukreide, Fig. 98) zurückzuverfolgen. Für die Stammesgeschichte der Alcyonarien sind die fossilen Reste bedeutungslos. Eine merkwürdige Gattung (verwandt mit der Edelkoralle) ist Isis; sie ist mit der lebenden „weißen Koralle" (Isidella elongata Esp.) des Mittelmeeres verwandt, die einen 20 cm bis 1 m hohen, sehr sparsam verzweigten Stamm bildet, der mit einer breiten, reich verzweigten und aus gelappten horizontalen Ausläufern bestehenden Wurzel im weichen Sandboden wurzelt. Das Skelett besteht aus Horngliedern (Nodien) und Kalkgliedern (Internodien) von zylindrischer Form, die untereinander abwechseln. Die Internodien von Isis sind als seltene Reste aus dem Tertiär und der oberen Kreide Europas bekannt (Fig. 99).

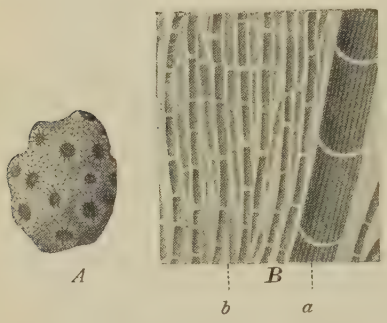


Fig. 98. A: *Oktokorallenstock* (Polytremacis macrostoma Reuss), aus der oberen Kreide Österreichs, in nat. Gr. — B: Vertikalschnitt durch einen Stock von Polytremacis, vergr.; *a* = Polypenröhre mit Pseudosepten und Querböden, *b* = Coenenchymröhren mit zahlreicheren Böden. (Nach *E. Stromer*.)

Fig. 99. Zwei Kalkinternodien von Isis spiralis aus der oberen Kreide von Ak-kaia in der Krim, in nat. Gr. (Nach *N. I. Karakasch*.)

C. Unterklasse: Tabulata.

Die Tabulaten bilden einen selbständigen, vom Untersilur bis zur Kreide bekannten Zweig der Anthozoen, deren Beziehungen zu den anderen Unterklassen der korallenartigen Tiere noch immer nicht befriedigend aufgeklärt sind.

Die Hauptentfaltung dieser Gruppe fällt in das Paläozoikum; ihre bezeichnenden Merkmale bestehen im Aufbau ihres Skeletts aus dichtgedrängten, röhrenförmigen, sehr schlanken Wohnröhren für die einzelnen Polypen, die nicht durch ein Coenenchym miteinander verbunden sind. Die Wände der meist büschelförmigen Stöcke sind oft von Poren durchlöchert und durch Querböden (Tabulae) abgeteilt, nach denen die Unterklasse ihren Namen erhalten hat (Fig. 100 C).

Ob die ganze, heute noch unter dem systematischen Begriff der Tabulaten zusammengefaßte Gruppe eine einheitliche ist oder ob nicht einzelne der hierher gestellten Gattungen zu den Madreporarien, Bryozoen oder Alcyonarien zu stellen sind, ist gleichfalls noch nicht aufgeklärt.

Sehr eigentümlich sind die Wachstumsverhältnisse der Kettenkorallen oder Halysitiden, für welche Halysites catenulatus (Fig.

100 A) (Obersilur und Unterdevon) ein Beispiel bildet; die einzelnen Wohnröhren verwachsen reihenartig nach Art der Röhren einer Syrinx miteinander, so daß auf Querschnitten die Röhrenmündungen kettenartig ver-

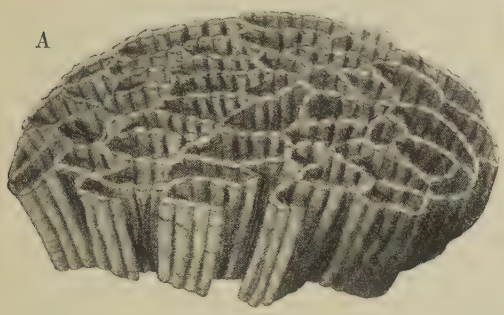


Fig. 100 A. Halysites catenulatus L., aus dem unteren Devon von New York (Niagaraformation). — Nat. Gr. (Nach *C. K. Swartz.*)

Fig. 100 B. Favosites favosus, aus dem unteren Devon (Helderbergschichten) v. Allegany County, Maryland, N.-Amerika. ½ nat. Gr. (Nach *C. K. Swartz.*)

bunden erscheinen. Durch den Röhrenbau unterscheidet sich von dieser Familie die durch Favosites (Fig. 100 B) vertretene Familie der Favositiden, bei denen die von Poren durchlöcherten Wohnröhren dicht aneinanderschließende schlank kegelförmige Büschel bilden. In diese Familie gehört auch das polsterförmig wachsende Pleurodictyum (Fig. 101), dessen Basis fast immer von einer Annelidenröhre gebildet wird. Bei den Syringoporiden stehen die Röhren locker, sind aber, wie z. B.

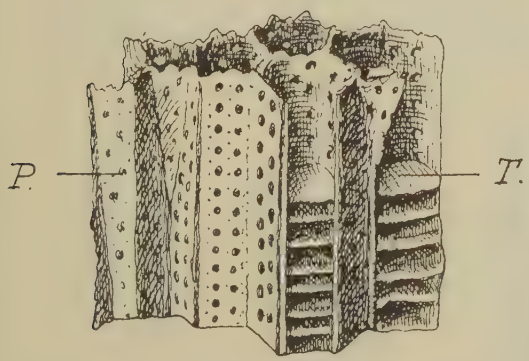


Fig. 100 C. Teil einer Favosites-Kolonie, stark vergrößert. Die Zellräume sind aufgebrochen, um die Durchbohrung der Zellwände durch Poren (P) sowie die Querböden (T) zu zeigen. (Nach *F. W. Sardeson*, umgezeichnet).

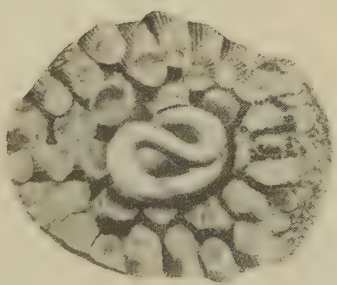


Fig. 101. Steinkern von Pleurodictyum problematicum Goldf., einem wichtigen Leitfossil der unteren Koblenzschichten (Unterdevon) der Eifel, in nat. Gr. von unten gesehen. In der Basis des Korallenstockes ist die Röhre des Wurmes Hicetes innexus sichtbar. Nat. Gr. (Nach *J. M. Clarke.*)

bei Syringopora (Fig. 102), durch Verbindungsröhren untereinander verbunden, aus denen neue Zellen durch Knospung hervorgehen. Eine weitere Tabulatenfamilie sind die Chaetetiden, deren Wohnröhren sehr dünn sind, sich zu dichten Büscheln und hochwachsenden Stöcken zusammenschließen und durch die karbonische Gattung Chaetetes gekennzeichnet sind. Auch die Auloporiden, deren Stöcke ästig sind und zum Teil auf der Unterlage „kriechen", schließen sich hier an (Fig. 103).

Ganz unsicher ist die systematische Stellung einer Gruppe von Korallen, die man als Heliolitida zu unterscheiden pflegt. Es scheinen Beziehungen zu Hexactiniarien, andererseits aber auch zu Favositiden, somit zu den Tabulaten, vorzuliegen; auch mit den Helioporiden, die man in der Regel den Alcyonarien einreiht, liegen scheinbar verwandtschaftliche Beziehungen vor, so daß die Stellung der Heliolitida (Fig. 104) sehr unsicher erscheint. Das gleiche gilt für die Gruppe der kambrischen Archaeocyathida, die hier nur flüchtig erwähnt sein mag.

Fig. 102. Syringopora cancellata, Obersilur, in nat. Gr. (Nach *F. Roemer*.)

Vierte Klasse: Graptolithida.

I. Erhaltungzzustand und geologische Verbreitung. In den verschiedensten Gegenden Europas, Nordamerikas, im westlichen Südamerika und in Australien treten Gesteine, und zwar zumeist dunkle, bituminöse Schiefer auf, deren Schichtflächen oft mit Millionen zarter Organismenreste bedeckt sind, die seit uralter Zeit den Namen „Graptolithen" tragen.

Sie erscheinen zuerst im Oberkambrium (ob die Reste aus dem unteren und mittleren Kambrium wirklich zu den Graptolithen gehören, ist noch fraglich), nehmen im Silur außerordentlich an Häufigkeit zu, füllen stellenweise in Unmassen die „Graptolithenschiefer", z. B. in Böhmen, werden von da an seltener und verschwinden im unteren Karbon Nordamerikas für immer aus den Meeren.

Die zarten Reste erscheinen entweder als silberige oder weißgrünliche, häutchenartige Anflüge auf den Schichtflächen oder sind schwarz gefärbt. Die Untersuchung zeigt, daß die erhaltenen Überreste aus einer chitinösen Substanz bestehen, die in dunklen Schiefern in ein

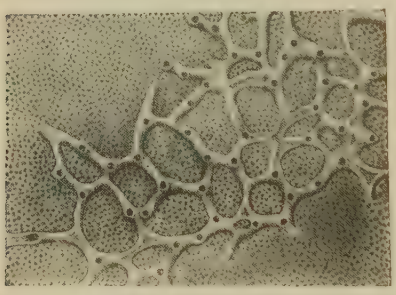


Fig. 103. Aulopora serpens Schloth., aus dem Mitteldevon der Eifel. Der Stock kriecht und verzweigt sich auf dem Stock eines anderen Tabulaten. (Nach *F. A. Quenstedt*.)

A B

Fig. 104. A: 4mal vergrößerte Oberfläche eines Stockes von Heliolites interstinctus L., aus dem Obersilur von Wisby in Gotland. B: 5mal vergrößerter Vertikalschnitt durch einen Stock von Heliolites bohemicus Wentzel aus dem Obersilur von Beraun in Böhmen. (Nach *E. Stromer*.)

Silikat (Gümbelit) verwandelt ist, während sie in Kalksteinen als eine schwärzliche, oft mit Schwefelkies und Kalkspat infiltrierte und inkrustierte Substanz erhalten blieb. Neben Graptolithen findet man sehr selten andere Reste, am häufigsten noch Radiolarien; die Graptolithenschiefer enthalten aber sehr oft Bitumen und kohlige Reste. Die Graptolithenschiefer sind als küstennahe Absätze aus seichteren Meeres-

schichten anzusehen, in welche die planktonisch lebenden oder als Pseudoplankton an Meeresalgen festgewachsenen Tiere mit den Leichen der gleichfalls planktonischen Radiolarien niedersanken und infolge der feinkörnigen Beschaffenheit der Sedimente erhalten blieben.

II. Morphologie. Die Mehrzahl der erhaltenen Reste der Graptolithen stellt sich als kleine, zart gefiederte, an das Blatt einer Laubsäge erinnernde Gebilde dar, die entweder einfach und gerade gestreckt, oder gebogen, ja zuweilen auch nach Art einer Bettfeder spiralig eingerollt sind, oder als zarte, einmal oder mehrmals gegabelte Äste erscheinen oder endlich in Form reich verzweigter, buschartiger, trichterförmiger oder korbähnlicher Gebilde auftreten.

Die genauere Untersuchung eines derartigen, mit unbewaffnetem Auge gefiedert scheinenden Gebildes, das als Rhabdosom bezeichnet wird, lehrt, daß es aus einer hohlen, röhrenförmigen Achse, dem Nema, besteht, an die sich entweder nur an einer oder an zwei gegenüberstehenden Seiten zahnartig vorspringende, becherförmige Zellen, Theken, ansetzen (Fig. 105, 106). Durch Verwachsung mehrerer einreihiger Rhabdosome entlang der Mittelachse entsteht der Typus Tetragraptus (Fig. 107 A) und aus diesem der eigenartige Phyllograptus (Fig. 107 B—D).

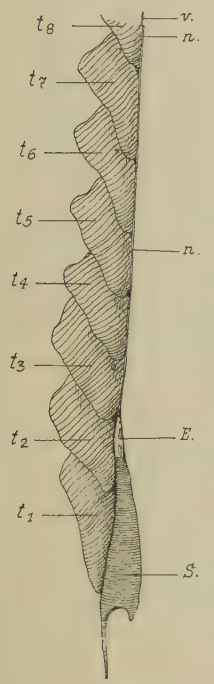


Fig. 105. Monograptus dubius Sueß. — Obersilur von Gotland. Vergr. $\frac{12 \cdot 5}{1}$ (Nach *C. Wiman*, etwas abgeändert.) n = Nema, S = Sicula, v = Virgula, t_1—t_8 = Theken, E = Embryonalzelle.

Ein derartiges Rhabdosom, und zwar schon das in den einfachsten Fällen einreihige, stellt somit eine aus vielen Einzelzellen bzw. Einzelindividuen bestehende Kolonie dar.

Eine solche Kolonie besteht anfangs nur aus der tütenförmigen „Embryonalzelle", der Sicula (Fig. 105). Die Spitze der Tüte verlängert sich in einen im Laufe des Wachstums der Kolonie immer länger werdenden Faden, das Nema, das mit einer Haftscheibe endigen kann (manchen Formen fehlt eine solche).

Fig. 106. Climacograptus Kuckersianus Holm. — Untersilur Esthlands, ungefähr 1½ mal vergr. — (Rekonstruktion auf Grundlage der Abbildungen von *R. Rüdemann*.)

Von der Sicula aus knospt sich die erste Zelle ab, deren Mündung (z. B. bei Monograptus, Fig. 105) nach der entgegengesetzten Richtung wie die der Sicula gewendet ist, und an sie schließen sich dann die jüngeren Zellen an, so daß die am Ende der Kolonie stehenden, an die Sicula unmittelbar anschließenden Zellen die ältesten, die von ihr am weitesten entfernten dagegen die jüngsten sind.

Von der Sicula aus entspringt ein steifer Chitinstab, die Virgula (Fig. 105 *v*), der in einer im Innern des Nema befindlichen Röhre, dem

Nemacaulus, verläuft. Die Virgula durchzieht das Nema seiner ganzen Länge nach.

Der durch Monograptus (Fig. 105) gekennzeichnete Typus ist für eine größere Gruppe von Formen bezeichnend, die als Axonophora zusammengefaßt werden.

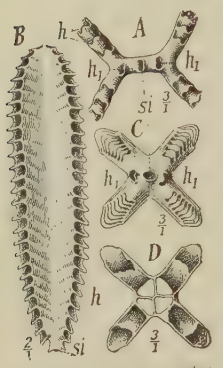


Fig. 107. A: Tetragraptus Bigsbyi Hall., Untersilur von Oeland; Rhabdosom von unten gesehen. B—D: Phyllograptus angustifolius Hall., Untersilur von Oeland. B: Rhabdosom von der Seite, C: von unten, D: im Querschnitt; h, h_1 = Thekenmündungen, si = Sicula. (Nach *J. F. Pompeckj.*)

Bei einer zweiten Gruppe findet jedoch die Neuanlage der Zellen in anderer Weise als bei den Axonophora statt. Während hier die erste Theka sich umbiegt und die Mündungen der Thekabecher in der entgegengesetzten Richtung als die der Sicula geöffnet sind, erfolgt bei der zweiten Gruppe die Neuanlage der Zellen derart, daß sich schon die erste Theka wie auch alle folgenden, jüngeren Zellen an die Sicula mit gleichsinniger Orientierung anschließen (Fig. 108); die nach diesem Typus gebauten Graptolithen werden als die Axonolipa unterschieden. Eine Virgula fehlt den Axonolipa.

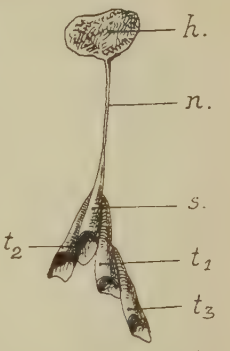


Fig. 108. Tetragraptus fruticosus Hall. — Untersilur von New York. — h = Haftscheibe, n = Nema, s = Sicula, t_1 t_2 t_3 = Theken. (Nach *R. Rüdemann*, unbedeutend abgeändert.) (Vergr.)

Da sich die Rhabdosome der beiden Gruppen (Axonophora und Axonolipa) zwar auch allein vorfinden, aber in der Regel bei vorgeschrittenerem Wachstum zu „Großkolonien" (Fig. 109 und 110) zu vereinigen pflegen, so erscheint im ersten Falle (Axonophora) die Embryonalzelle (Sicula) am weitesten vom Zentrum der Großkolonie entfernt, während sie im zweiten Falle (Axonolipa) dem Zentrum am nächsten liegt. Bei den Axonophora sind somit die zuletzt gebildeten Theken proximal, bei den Axonolipa distal (in Beziehung zum Mittelpunkt der Großkolonie) orientiert. Bei den Axonophoren ist das Wachstum der Rhabdosome dem eines Blattes zu vergleichen, dessen Spitze zuerst gebildet wird, während bei den Axonolipen das Wachstum der Rhabdosomen einem mit der Basis zuerst fertigen Blatte vergleichbar erscheint.

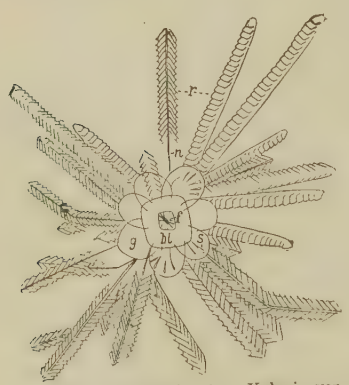


Fig. 109. Oberansicht einer Kolonie von Diplograptus pristis Hall., aus dem Untersilur von New York. $^2/_3$ nat. Gr. — bl = Schwimmblase (Pneumatophor), darunter f = Funiculus, ein in einer Blase (Zentralscheibe) eingeschlossener hohler Strang, von dem die zweizeiligen Rhabdosome (r) an ihren Nemas (n) herabhängen; unter der zentralen Scheibe Gonangien (g) mit jungen Siculae (s). (Nach *R. Rüdemann*, aus *E. Stromer*.)

Sowohl bei den Axonolipa als bei den Axonophora sind alle Theken (mit Ausnahme der Sicula) von gleicher Größe und gleichartig gebaut. Das ist bei einer dritten Gruppe von Graptolithen, die nach dem reich verzweigten Bau der Rhabdosome als Dendroidea bezeichnet werden, nicht der Fall. Hier sind drei verschiedene Zellentypen zu unterscheiden.

Die Hauptzellen des ganzen Stockes eines dendroiden Graptolithen sind die Knospungszellen, aus denen einerseits große Zellen, die der Ernährung dienenden Individuen (Nahrungszellen), sowie kleine Zellen für die Geschlechtspolypen oder Wehrpolypen (Geschlechtszellen oder Wehrzellen) hervorgehen. Jede Knospungszelle produziert eine Nährzelle und eine Geschlechts- oder Wehrzelle neben einer neuen Knospungszelle; wenn zwei neue Knospungszellen entstehen, so tritt eine Verzweigung des Rhabdosoms ein.

Die genetischen Beziehungen dieser drei Gruppen (Dendroidea, Axonolipa, Axonophora) zueinander scheinen folgende zu sein:

Als die primitivsten Typen erscheinen die Dendroidea, die bereits im oberen Kambrium auftreten; da sich unter den Axonolipa Formen wie Goniograptus (Fig. 110) vorfinden, die sich in der Verzweigung der Rhabdosomen an die Dendroidea anschließen, ist die Herkunft dieser zuerst im obersten Kambrium auftretenden Gruppe von den Dendroidea wahrscheinlich. Von den Axonolipa sind die zuerst im unteren Silur auftretenden Axonophora abzuleiten.

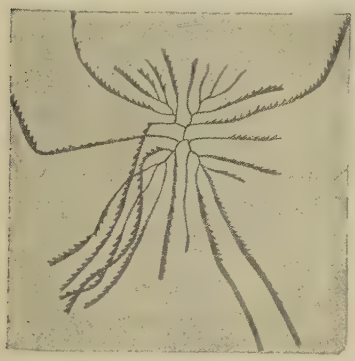


Fig. 110. Kolonie von Goniograptus Thureaui McCoy, aus dem Untersilur von New York, in nat. Gr. (Nach *R. Rüdemann*.)

Fig. 111. Normaler, ausgewachsener Stock von Dictyonema flabelliforme Eichw., aus dem Oberkambrium von New York, in ¾ nat. Gr. *n* = Nema. (Nach *K. Rüdemann*.)

III. Die Bildung von Großkolonien. Ein Stock von Dictyonema (Fig. 111), einer zu den Dendroidea gehörenden Gattung, stellt einen geschlossenen Komplex dar, der sich mit den ältesten Teilen an einem festen Körper (z. B. an Algen) vermittels einer Haftscheibe und einem Basalstiel festsetzte. Bei den Axonolipa scheinen, wie z. B. Dichograptus (Fig. 112) zeigt, die Kolonien einheitlichen Ursprungs zu sein.

Dagegen ist bei den Axonophoren eine sekundäre Vereinigung zahlreicher Einzelrhabdosome zu einer Großkolonie nachgewiesen worden. Wenn die Rhabdosome eine gewisse Größe erreicht haben, so entwickelt sich (z. B. bei Climacograptus, Fig. 106) am Ende des Nema eine Blase, die als Schwimmblase gedient zu haben scheint. Derartige Kolonien schließen sich (z. B. bei Diplograptus, Fig. 109) mit den blasentragenden Enden zusammen, so daß sich die Nemas zu einem gemeinsamen Strang, dem Funiculus, vereinigen, der in eine Zentralscheibe, den Discus, ausläuft; dieser trägt wieder eine große kugelige Schwimmblase. In den Blasen, die sich schon an den noch freien Rhabdosomen gebildet haben (Fig. 106), entwickeln sich die Embryonalzellen oder Siculae der nächsten

Generation; diese Blasen werden Gonangien genannt. Die Siculae wurden wahrscheinlich durch Platzen der Gonangienwände frei und wuchsen zu selbständigen Rhabdosomen aus.

IV. Lebensweise. Die Dendroidea waren, wie aus dem Vorhandensein von Wurzeln und Wurzelplatten an der Basis der häufig trichterförmigen oder buschigen Stöcke hervorgeht, sessile Tierkolonien, die wahrscheinlich an Tangen festgeheftet waren oder sich an andere feste Objekte des Meeresbodens festsetzen. Die Öffnungen der Trichter mußten wohl nach oben gerichtet gewesen sein (z. B. Acanthograptus, Fig. 113). Andere Dendroideen, wie z. B. Dictyonema (Fig. 111), waren wahrscheinlich mit den Mündungen der Glocken nach unten gerichtet, an treibenden Meerespflanzen festgeheftet und führten eine pseudoplanktonische Lebensweise. Vollkommen freilebend, planktonisch, sind dagegen zweifellos die Großkolonien der sich um Diplograptus (Fig. 109) und Climacograptus (Fig. 106) gruppierenden Gattungen der Axonophora gewesen. Die regelmäßige, achtstrahlige, sternförmige Kolonie von Dichograptus (Fig. 112) besaß eine zentrale Scheibe, die als Haftscheibe gedeutet wird, so daß für diese Form gleichfalls eine sessile bzw. pseudoplanktonische Lebensweise wahrscheinlich ist. Vielleicht handelt es sich jedoch in dieser Scheibe um einen Schwimmschirm, so daß Dichograptus als eine planktonische Type zu betrachten wäre.

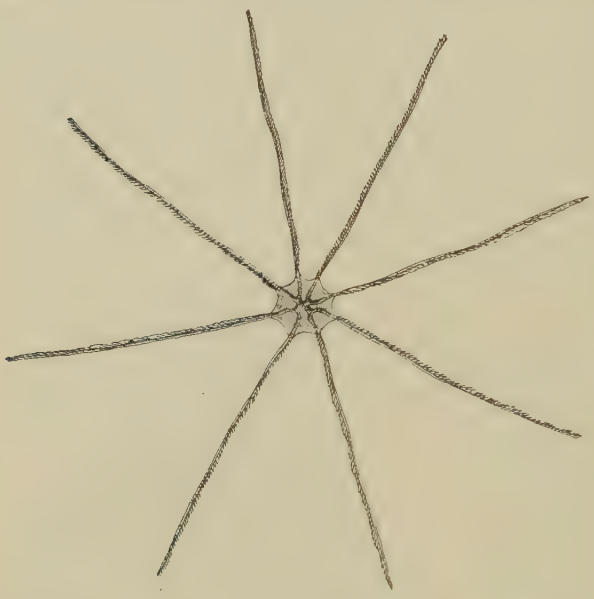


Fig. 112. Dichograptus octobranchiatus Hall, aus dem Untersilur Kanadas, rekonstruiert. (Orig.-Zeichn.)

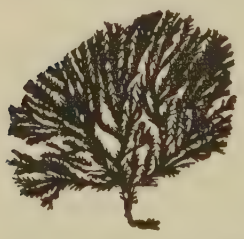


Fig. 113. Acanthograptus Granti Spencer, aus dem Niagarakalk (Obersilur) von Hamilton, Ontario. ½ nat. Gr. (Nach *R. Rüdemann.*)

V. Einige Beispiele von Graptolithiden.

1. Dictyonema (Fam. Dendrograptidae, Ordnung Dendroidea). Stock aufgewachsen, Rhabdosome strauchartig verzweigt, ganze Kolonie eine offene Glocke oder einen Trichter bildend; drei Arten von Zellen, und zwar Knospungs-, Nähr- und Geschlechts- oder Wehrzellen zu unterscheiden (vgl. S. 93). Entweder an einer festen Unterlage auf dem Meeresboden oder an Algen festgewachsen. Vom oberen Kambrium bis zum unteren Karbon, besonders häufig in schwarzen, feinkörnigen Schiefern (Dictyonemaschiefer, Fig. 111).

2. Goniograptus (Ordnung Axonolipa). Stock aufgewachsen, Rhabdosom aus gleichförmigen Zellen aufgebaut, verästelt, ohne Virgula (S. 91). Untersilur von New York (Fig. 110).

3. Dichograptus (Ordnung Axonolipa). Zellenbau wie bei Goniograptus. Rhabdosome von einer Sicula ausgehend und sich von dieser aus in zwei Äste teilend; vier gegabelte „Arme" durch eine gemeinsame Mittelplatte (Haftscheibe oder Schwimmschirm?) vereinigt. Untersilur (Fig. 112).

4. Tetragraptus (Ordnung Axonolipa). Zellenbau uniform wie bei Goniograptus. Vier kurze Rhabdosome, deren Nemen vereinigt sind und eine gemeinsame Zentralscheibe (Schwimmscheibe?) tragen. (Fig. 107 A, 108). Einen anderen Typus repräsentiert der gleichfalls untersilurische Phyllograptus (Fig. 107 B—D); die vier Rhabdosome sind zusammengewachsen, so daß der Körper vierkantig erscheint und die Zellen sich längs der Kanten nach außen öffnen. Jedes der vier verwachsenen Rhabdosome besitzt einen selbständigen Zellenkanal in der aus vier Nemen bestehenden Mittelachse.

5. Diplograptus (Fam. Diplograptidae, Ordnung Axonophora). Rhabdosome nach Erreichung des erwachsenen Zustandes sich zu einer „Großkolonie" zusammenschließend, die von einer gemeinsamen Schwimmblase schwebend erhalten wird (Fig. 109). Zellen am Nema zweizeilig gestellt, durchaus uniform; das Wachstum der Rhabdosome

Fig. 114. Monograptus turriculatus Barr., aus dem Obersilur (E_2) von Prag. (Nach *J. Barrande.*)

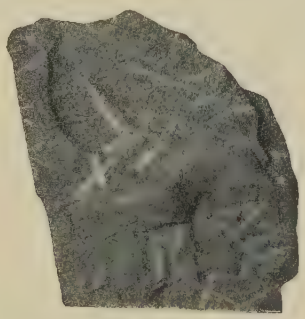


Fig. 115. Graptolithenschiefer mit Diplograptus tetriusculus aus dem Untersilur von Christiania. — ¾ nat. Gr. (Orig.)

erfolgt in entgegengesetzter Richtung wie bei den Axonolipa (S. 92). Untersilur bis Obersilur. Die Siculae, d. h. die Embryonalzellen neuer Rhabdosome, entstehen in den Gonangien der Großkolonien, nachdem sich die erwachsenen Rhabdosome (z. B. Climacograptus, Fam. Climacograptidae, Fig. 106) vereinigt haben (Fig. 115).

6. Monograptus (Fam. Monograptidae, Ordnung Axonophora). Rhabdosome unverzweigt, Zellen einzeilig gestellt. Rhabdosom gerade gestreckt, schwach gebogen oder spiralig eingerollt. Sehr häufig im oberen Silur, meist in Gestalt einzelner Rhabdosome erhalten (Fig. 105, 114).

Hauptstamm: Coelomata. — Stamm: Zygoneura.

1. Unterstamm: Scolecida.

(Niedere Würmer.)

Die Körperbeschaffenheit der Scoleciden bringt es mit sich, daß wir von den Körpern dieser Tiere nur unter ganz außergewöhnlichen Umständen fossile Reste erhalten finden. Im oligozänen Bernstein des ostpreußischen Samlandes sowie in der untermiozänen Braunkohle des Siebengebirges (Rott bei Bonn) sind Reste von niederen Würmern

entdeckt worden, die den Nematodengattungen Mermis und Anguillula zugewiesen worden sind; sie sind für die Geschichte der Scoleciden schon in Anbetracht ihres jungen geologischen Alters vollkommen belanglos.

2. Unterstamm: Annelida.

(Gliederwürmer.)

Auch aus der formenreichen Gruppe der Anneliden, die aller Wahrscheinlichkeit nach auch in früheren Erdzeitaltern eine große Zahl von Arten, Gattungen und Familien umfaßt hat, sind nur wenige fossile Überreste bekannt, die bis in die präkambrische Zeit (Algonkium) zurückreichen und somit zu den ältesten bisher bekannten Fossilresten gehören. Der gleichfalls meist skelettlose Körper hat eine Erhaltung fossiler Reste nur in sehr seltenen Fällen ermöglicht; häufiger sind nur die Reste der tubikolen Anneliden, die kalkige Wohnröhren bauen. Von Hartteilen des Körpers sind die verkalkten Zähnchen und Häkchen sowie die Kiefer der Polychaeten unter günstigen Umständen erhaltungsfähig, und daher kennen wir schon aus dem oberen Kambrium, dann aus dem Silur, Devon und Karbon derartige Reste, die als „Conodonta" beschrieben worden sind. Außerdem haben viele Anneliden im weichen Meeresschlamm Kriechspuren hinterlassen; auch Exkremente von Anneliden, die zumeist als einfache, zuweilen als verzweigte, in der Regel in Schlangenlinien verlaufende Wülste auf den Schichtflächen erscheinen, vermitteln uns die Kenntnis fossiler Gliederwürmer. Ob gewisse Reste aus dem Flyschsandstein der Ostalpen (Wien, Gmunden, Muntigl) als Darmfüllungen von Würmern zu deuten sind, deren Körper zerstört ist, und welcher Gruppe von Anneliden diese als „Bilobiten" oder „Pinsdorfer Versteinerungen" bekannten Reste angehören, bedarf noch eingehenderer Untersuchung (Fig. 122).

Die Annelidenreste, die man fossil kennt, verteilen sich auf drei Klassen: auf die Chaetopoden, Hirudineen und Sipunculoideen.

Die Mehrzahl der fossilen Anneliden gehört der Klasse der Chaetopoden an. Die Chaetopoden oder Borstenwürmer erinnern in ihrer allgemeinen Körperform an die tiefer organisierten Rundwürmer (die Nematoden aus der Klasse der Aschelminthes), unterscheiden sich aber von diesen durch die Gliederung des Körpers in zahlreiche ringförmige Segmente. Ein wichtiges Merkmal der Chaetopoden ist der Besitz von Borstenfüßen, die in der Regel in Vierzahl an jedem Segment (zwei jederseits) sich finden und die je ein Bündel Borsten (Chaetae) enthalten, wonach diese Tiere benannt worden sind.

Unter den Chaetopoden werden zwei Ordnungen unterschieden, die Polychaeten und die Oligochaeten. Diese beiden Ordnungen der Chaetopoden unterscheiden sich in folgendem:

1. Polychaeten. Die Borsten sitzen in der Regel Fußstummeln auf, die häufig Cirren tragen. Kopflappen und Mundsegment meist mit Cirren und anderen Anhängen besetzt. Die Geschlechter sind getrennt. Eine Metamorphose ist vorhanden; alle Polychaeten sind Meeresbewohner, die entweder eine festsitzende Lebensweise oder eine freibewegliche, schwimmende Lebensweise führen. Die ersteren faßte man früher in der Unterordnung „Tubicola", die zweite als „Errantia" zusammen, doch hat es sich gezeigt, daß die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse nicht dieser Unterscheidung entsprechen, da die tubikole Lebensweise von den Angehörigen verschiedener, nicht näher verwandter Stämme unabhängig erworben wurde.

2. Oligochaeten. Die Borsten sitzen keinen Fußsockeln auf, sondern sind auf die Borstenbündel beschränkt. Kopflappen und Mundsegmente meist ohne Anhänge; Cirren fehlen. Die Tiere sind Hermaphroditen. Eine Metamorphose fehlt. Die Tiere leben entweder in der Erde (z. B. die Regenwürmer) oder im Süßwasser (z. B. die Naididen).

Fossile Oligochaeten sind nur im oligozänen Bernstein des Samlandes aufgefunden worden. Die Hauptmenge der fossilen Chaetopoden gehört daher der Ordnung der Polychaeten an.

Fossile Reste der Gruppe Errantia finden wir schon in kambrischen Ablagerungen. Die Erhaltung der Reste ist freilich so mangelhaft, daß wir diese Formen nicht mit Sicherheit der einen oder anderen der noch heute lebenden Familien einreihen können. Erst seit dem Silur liegen besser bestimmbare Reste vor; zu den schönsten bisher bekannten Funden gehört jedoch ein Fund (Fig. 116) aus dem Unterkarbon von Halkin Mountain in Flintshire (Wales), der in einem Kieferapparat besteht und der sich in überraschender Weise an den lebenden Typus Eunice (Familie der Euniciden) anschließt, so daß dadurch das hohe Alter der Familie bewiesen ist. Der rezente Palolowurm (Eunice viridis) lebt in den Löchern der Korallenriffe bei den Samoainseln; das Vorderende des Tieres bleibt an Ort und Stelle, während sich das Hinterende zu bestimmten Zeiten (angeblich genau 8 Tage vor Vollmond im Oktober-November) losreißt und ausschwärmt, um im freien Wasser Sperma und Eier zu entleeren, worauf die abgestoßenen Hinterenden der Tiere zugrunde gehen. Die Euniciden sind in zahlreichen Gattungen seit dem Untersilur bekannt, unter denen mehrere Arten der Gattung Eunicites aus den Solnhofener Schiefern (oberer Jura Bayerns) durch gut erhaltene Reste vertreten sind. Von anderen Familien der Polychaeten sind die Aphroditiden seit dem oberen Devon bekannt; auch von Myzostomiden, die heute in und an den Armen und Stielen von Antedon schmarotzen und hier Gewebszysten erzeugen, sind zwar nicht die Tiere selbst, aber die Spuren ihrer Tätigkeit in Geschwülsten fossiler Seelilien nachgewiesen. Solche krankhafte, durch parasitische Anneliden hervorgerufene Mißbildungen sind schon aus dem Karbon von den Crinoidengattungen Poteriocrinus und Actinocrinus, aus dem oberen Jura von den Gattungen Millericrinus und Apiocrinus (Fig. 117) bekannt; auch bei der triadischen Seeliliengattung Encrinus sind solche Schmarotzer nachgewiesen. Auch die unter dem Namen Lobolithus und Camarocrinus aus dem Silur Böhmens, Burmas und Nordamerikas beschriebenen, blasenartig aufgetriebenen Wurzelstücke von Crinoideenstielen dürften derartige Wucherungen infolge schmarotzender Anneliden sein (Fig. 386).

Fig. 116. Eunicites Reidiae Hinde, aus dem Unterkarbon von Wales. Kieferapparat in 5/1 nat. Gr. Die gesägten, inneren Zahnplatten sind zum Teil aus ihrer natürlichen Lage verschoben. (Nach *G. J. Hinde.*)

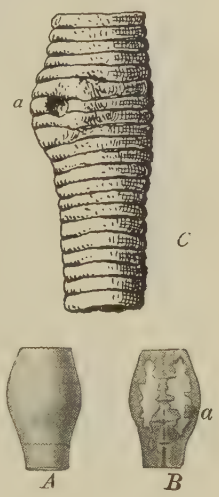


Fig. 117. Stielstück von Millericrinus sp., aus dem oberen Jura (A, B aus der Schweiz, C von Ernstbrunn in Niederösterreich), mit Bohrloch eines Myzostomiden und einer durch diesen Parasiten hervorgerufenen Cyste. — Nat. Gr. — *a* = Mündung des Bohrloches. (A, B nach *L. v. Graff*, C Original.)

Verhältnismäßig häufig sind in allen fossilführenden Formationen die Röhren der tubikolen Anneliden, d. h. der röhrenbauenden Poly-

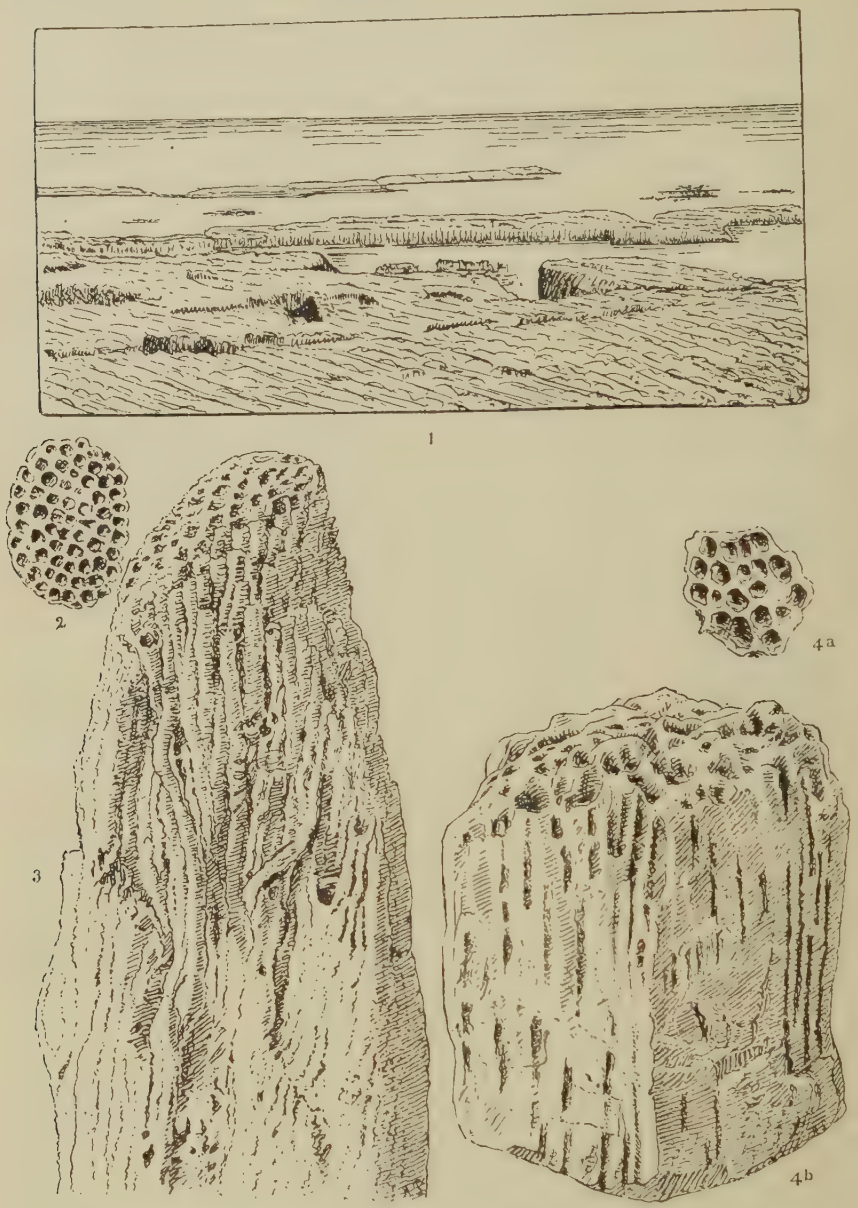


Fig. 118. 1: Riffe der lebenden Sandkoralle (Sabellaria alveolata L.) im Wattenmeer 10 km westlich von Büsum, bei Ebbe. Vorderer Bildrand 8 m lang. 2. ein herausgebrochenes Röhrenbündel der Sandkoralle von oben; 3. dasselbe von der Seite, etwa nat. Gr. 4. ein fossil gewordenes Sabellarienriff („Pfeifenquarzit") aus dem Devon der Eifel (Koblenzquarzit von Neroth), *a* von oben, *b* von der Seite. Etwa nat. Gr. (Nach *R. Richter*.)

chaeten, anzutreffen. Die Wohnröhren sind meist aus konzentrischen, dünnen Kalklagen aufgebaut und finden sich an Muschelschalen, Korallen und anorganischen Fremdkörpern, wie Geröllen u. dgl. festgeheftet.

Die Mehrzahl der bisher beschriebenen Formen ist der heute noch lebenden Gattung Serpula eingereiht worden. Man begegnet unter diesen Formen hornförmig gebogenen, unregelmäßig gewundenen, schneckenartig eingerollten (Fig. 119 A), vereinzelt oder in Kolonien auftretenden Typen, die unter verschiedenen „Art"-Namen beschrieben worden sind. Auch in den Stöcken fossiler Korallen und Bryozoen (Fig. 119 B) hat man bohrende Anneliden aus der Gruppe der Tubikolen angetroffen, und

Fig. 119 A. Serpula spirula Lam., aus dem Eozän der Monti Berici in Oberitalien.

Fig. 119 B. Kopfschild eines Trilobiten (Dalmanites), mit einer Bryozoe aus der Familie der Monticuliporiden (Monticulipora) bewachsen; der Bryozoenstock ist seitlich aufgebrochen, um die Bohrgänge eines Anneliden (Gitonia sipho) zu zeigen. — Unterdevon (Onondagokalk) von New York. — ¾ nat. Gr. (Nach *J. M. Clarke.*)

dieses Zusammenleben eines Anneliden und eines Korallenstockes ist z. B. für die devonische Koralle Pleurodictyum problematicum (Fig. 101) sehr bezeichnend. Ebenso ist im Tertiär (Oligozän von Sassello in Oberitalien) ein solches Vorkommen beobachtet worden (Serpula coralliophila), und man kennt solche Tiergemeinschaften auch aus der Gegenwart.

Verschiedene „agglutinierende" Terebelliden, deren Wohnröhren zum Teil durch verkittete Fremdkörper verstärkt werden, sind aus dem Silur, Jura und Tertiär bekannt. Die größte Art ist wohl Terebella magna aus dem Miozän Patagoniens, deren Röhrenquerschnitt bis 13 mm erreicht. Im norddeutschen Wattenmeer (den seichten Regionen des Meeresstrandes der Nordseeküste) baut nach den Beobachtungen von R. Richter ein gesellig lebender Polychaete (Sabellaria alveolata L., ein naher Verwandter des „Austerntodes" oder Sabellaria spinulosa Leuck.) ausgedehnte Riffe auf, weshalb dieser Wurm auch den Namen „Sandkoralle" erhalten hat (Fig. 118). Bei tiefster Ebbe tauchen die von der Sandkoralle errichteten Bauten bis 30 cm hoch auf. Die „Riffe" bestehen aus unzähligen, senkrechten und parallel zueinander stehenden Röhrenköchern, die aus verhärtetem Schleim bestehen, der die feinen Sandkörner des Wattes fest verkittet. Im Gegensatze zu den verworrenen, unregelmäßig verschlungenen Röhren der Sabellaria spinulosa stehen die der S. alveolata regelmäßig nebeneinander wie Orgelpfeifen. Solche Bauten sind auch in fossilem Zustande seit dem Unterkambrium bekannt und früher unter der Bezeichnung „Pfeifenquarzite" beschrieben worden. Man kennt solche Pfeifenquarzite, die nach R. Richter (1920) nichts anderes als fossile Riffe der Sandkoralle sind, auch aus dem Silur und Devon, z. B. aus dem Devon der Eifel. Die aus dem schwedischen

Fig. 120. Ausfüllung eines Anneliden-Bohrganges aus dem Muschelkalk (Mitteltrias) Deutschlands (Rhizocorallium jenense Zenk.) — ¾ nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

Kambrium stammenden Scolithus, die durch das Inlandeis weithin über Deutschland verstreut worden sind, sind Beispiele derartiger fossiler Sandkorallenbauten.

Von zahlreichen anderen Tubikolen sind zwar nicht die von ihnen ausgeschiedenen Wohnröhren selbst, wohl aber ihre Bohrgänge erhalten. In der Gegenwart bohrt z. B. Arenicola piscatorum U-förmige, senkrecht gestellte Gänge in den feinen Sand der Meeresküste ein, dessen

Fig. 121. Kriechspuren von Anneliden (Polychäten?) in Verbindung mit den als „Palaeodictyon" beschriebenen Gebilden (Laich) aus dem obereozänen Flysch von Gablitz in Niederösterreich (Ausgüsse auf der Unterseite einer Schichtfläche). Ca. $^3/_4$ nat. Gr. (Original).

Öffnungen als kreisrunde Löcher auf der Oberfläche des Sandbodens sichtbar sind. Derartige U-förmige, von Gestein ausgefüllte Gänge, die man in Gesteinen aus verschiedenen Formationen, z. B. im Muschelkalk Deutschlands, beobachtet hat, sind zum Teil als Rhizocorallium (Fig. 120) beschrieben worden; sie liegen jedoch, im Gegensatze zu den Arenicolaröhren, horizontal in den Schichten. Auch in tertiären Austern-

schalen usw. kann man derartige U-förmige Röhren beobachten. Andere ähnlich geformte Röhren sind aber vielleicht von anderen Tieren ausgebohrt worden, da wir z. B. denselben Röhrentypus, den uns Arenicola darstellt, auch bei den Wohnröhren von Balanoglossus, aus dem Unterstamm der Enteropneusten, wiederfinden. Die meisten sogenannten „Hieroglyphen" und so auch die „Fukoiden" der Flyschbildungen in den Alpen und Karpathen sind wohl auch auf Bohrgänge und Kriechspuren von Anneliden zu beziehen. Dazu kommen die früher erwähnten Problematica aus dem Flysch Österreichs, die vielleicht Darmausfüllungen sandfressender Anneliden aus der Gruppe der Polychäten darstellen (Fig. 122). Als die Ausgüsse von Bohrgängen sind dagegen die unter verschiedenen Namen beschriebenen, zuweilen spiralig eingerollten Wülste aus denselben Schichten anzusehen, die stets in Verbindung

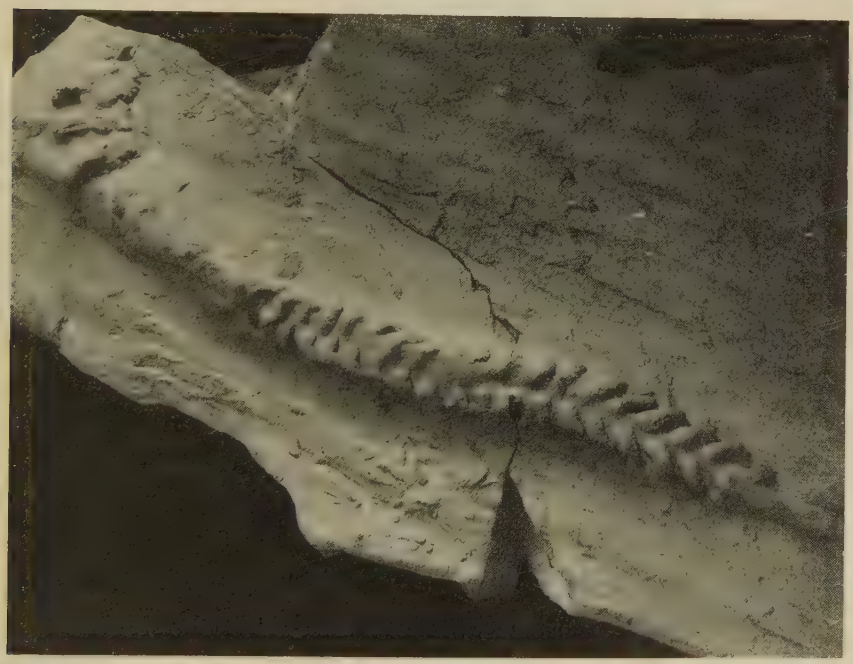


Fig. 122. Darminhalt eines großen Wurmes aus dem Oberkreideflysch von Pinsdorf bei Gmunden (Oberösterreich). Am ehesten ist dabei an Chaetopterus-ähnliche Formen zu denken. $^1/_{10}$ nat. Gr. — (Original.)

mit dicken Wülsten und mit einstweilen noch rätselhaften, in regelmäßigen Sechsecken bienenwabenartig angeordneten Gruppen von Steinkügelchen auf der Unterseite der Sandstein-Schichtflächen auftreten (Palaeodictyon, Fig. 121). Auch die „Zöpfe" der sogenannten Zopfplatten des süddeutschen Juras, die an Bildungen aus älteren Gesteinen anschließen, die man als „Nereiten" unterschieden hat, sind wohl nichts anderes wie Kriechspuren von Anneliden, ohne daß es uns einstweilen möglich wäre, sie mit bestimmten Formen aus der lebenden Annelidenschar in Zusammenhang zu bringen. Die in früherer Zeit vielfach als Exkremente von Würmern gedeuteten, verschlungenen Wülste auf den Schichtflächen der oberjurassischen Plattenkalke Bayerns (Solnhofener Schiefer), die als Lumbricaria bezeichnet werden, dürften jedoch eher als Exkremente von Fischen zu deuten sein.

Die Reste fossiler Hirudineen (Egel), die man seit dem Untersilur kennt, beweisen das hohe Alter dieser Annelidenklasse, ohne daß sie für die Phylogenie oder Biologie von Belang wären. Aus mittelkambrischen Gesteinen liegen einige Anneliden aus der Klasse der Sipunculoidea vor, die gleichfalls für die Geschichte dieser Gruppe bedeutungslos und nur von Wichtigkeit als rein historische Dokumente sind.

Unterstamm: Arthropoda.

I. Einteilung der Arthropoden.

I. Klasse: **Crustacea.**
- 1. Unterklasse: Entomostraca.
  - Ordnungen: 1. Branchiopoda.
    2. Ostracoda.
    3. Cirripedia.
- 2. Unterklasse: Malacostraca.
  - Ordnungen: 1. Leptostraca.
    2. Isopoda.
    3. Amphipoda.
    4. Syncarida.
    5. Schizopoda.
    6. Decapoda.
    7. Stomatopoda.
- 3. Unterklasse: Trilobita.

II. Klasse: **Arachnomorpha.**
- 1. Unterklasse: Merostomata.
  - Ordnungen: 1. Xiphosura.
    2. Gigantostraca.
- 2. Unterklasse: Arachnoidea.
  - Ordnungen: 1. Scorpionida.
    2. Pseudoscorpionida.
    3. Pedipalpa.
    4. Araneida.
    5. Opilionida.
    6. Acarina.

III. Klasse: **Myriapoda.**

IV. Klasse: **Insecta.**

II. Allgemeine Merkmale der Arthropoden.

Die Arthropoden sind durch den Besitz von segmentierten Füßen und die Gliederung ihres Körpers in Segmente gekennzeichnet. Sie umfassen die Klassen der Crustacea, Arachnomorpha, Myriapoda und Insecta.

Das Skelett der Arthropoden ist ein Außenskelett und besteht ursprünglich aus Chitin, einer hornähnlichen, aber von Hornstoff verschiedenen Substanz, der in vielen Fällen Kalksalze (besonders kohlensaurer Kalk) eingelagert sind. Das Chitin des Panzers entspricht der Cuticula oder Außenschichte des Körpers und ist von der Epidermis

gesondert; solange das Wachstum andauert, finden „Häutungen" statt, indem der Chitinpanzer an einer Stelle (meist längs der Mittellinie des Rückens) zerreißt, so daß das Tier aus dem alten Panzer herauskriechen kann, nachdem sich schon vorher eine zuerst weiche, dann erhärtende neue Chitinschichte gebildet hat.

Die vorderen Segmente des gegliederten Körpers verschmelzen zum Kopf, dem sich der Rumpf oder Mittelleib (Thorax) anschließt; häufig kommt es durch Verschmelzung beider Stücke zur Bildung eines Cephalothorax. Der Hinterleib wird Abdomen genannt.

Die Gliedmaßen der Arthropoden sind je nach ihrer Funktion verschieden gestaltet und werden als Fühler (Antennen), Kiefer (Mandibeln, Maxillen) und Beine unterschieden.

An den einzelnen Segmenten unterscheidet man den Bauchteil (Sternit) und den Rückenteil (Tergit); die seitlich vorspringenden, lappenartigen Fortsätze der Segmente werden als Pleuren bezeichnet, die wahrscheinlich mit den Flügeln der Insekten homolog sind.

Die Lebensweise der Arthropoden ist eine außerordentlich mannigfaltige. Auch hier wie überall in der Tierwelt sieht man deutlich, daß die Entstehung vielgestaltiger Formen, wie z. B. bei den Insekten, eine Folge der gesteigerten Bewegungsfähigkeit und Bewegungsfreiheit ist, während die trägen und konservativen, an einer bestimmten Lebensweise starr festhaltenden Typen nur eine sehr geringe Formenmannigfaltigkeit aufweisen. Dies gilt besonders von den sessilen Typen wie den Cirripediern.

Die Arthropoden haben nahezu sämtliche größeren Lebensgebiete der Erde erobert. Sie bevölkern alle Regionen des Meeres von der Küstenregion bis in die größten Tiefen; sie gehören teils dem marinen Benthos, teils dem Nekton, teils dem Plankton an; sie bewohnen nicht nur das Meer, sondern auch das Brackwasser und das Süßwasser und haben auf verschiedenen Wegen das Festland und schließlich den Luftraum erobert. Keine andere Gruppe des Tierreiches, mit Ausnahme der Wirbeltiere, kann sich in dieser Hinsicht den Arthropoden an die Seite stellen.

Da der Chitinpanzer der Arthropoden in vielen Fällen Kalksalze eingelagert enthält, so ist dadurch eine Möglichkeit der Fossilisation gegeben, die den weichkörperigen oder nur mit einem Chitinpanzer bekleideten Tieren fehlt. Trotzdem sind auch von den Insekten, deren Chitinpanzer keine Kalksalze eingelagert zeigt, sehr viele fossile Arten, bis jetzt etwa 12000, bekannt geworden, deren Erhaltung allerdings nur besonders glücklichen Umständen zu verdanken ist.

Erste Klasse: Crustacea.

Der Kopf der Crustaceen umfaßt fünf verschmolzene Segmente und ist häufig mit dem Thorax zu einem Cephalothorax vereinigt, der aus einer sehr wechselnden Zahl von Segmenten besteht, die entweder zu einer einheitlichen Schale vereinigt oder durch eine Mittelfalte in zwei gegeneinander bewegliche Klappen (ähnlich wie bei den Muscheln funktionierend) zerlegt sind oder in eine größere Zahl einzelner Stücke (wie bei den Cirripediern) zerlegt sein können.

Die Mehrzahl der Crustaceen trägt unterhalb des Kopfes zwei Antennenpaare, aber bei den Trilobiten ist bisher nur ein Antennenpaar nachgewiesen worden. Auf die Antennen folgen die Kieferpaare (drei), denen an den hinteren Segmenten die normalen Gliedmaßenpaare

folgen. Alle Gliedmaßen (also auch die Antennen und Kiefer) bestehen aus folgenden Teilen: 1. dem Stamm oder Innenast (Endopodit), 2. dem Außenast (Exopodit) und 3. dem Nebenast (Epipodit oder Protopodit). Nur der Stamm ist immer vorhanden, die beiden anderen Nebenäste können fehlen. Je nachdem die Gliedmaßen bestimmte Funktionen zu versehen haben, sind sie, wie wir schon bei den Antennen und Kiefern gesehen haben, zum Fühlen oder zur Nahrungsaufnahme eingerichtet, sie können aber auch zu Greifscheren, Brechscheren oder Ruderfüßen, zum Schreiten, Graben oder Schweben eingerichtet sein, oder sie sind zu Apparaten ausgebildet, die der Begattung oder Respiration dienen.

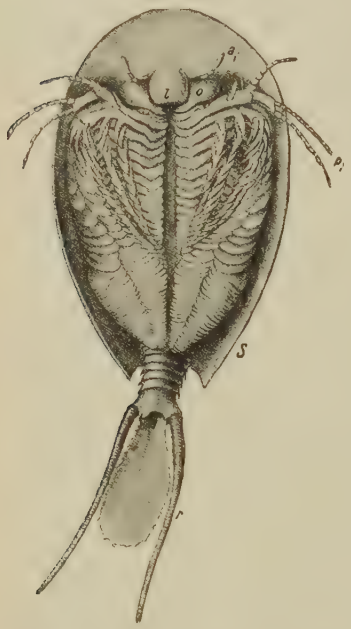


Fig. 123. Apus productus, von unten gesehen, vergr. — a = After, a_1 = Vorderantenne, l = Oberlippe, o = Vorderkiefer, P_1 = erster Fuß, r = Schwanzanhang (das Ende ist abgeschnitten), S = Schild. (Nach *H. Milne-Edwards*, aus *J. E. V. Boas*.)

Die meisten Crustaceen sind Meeresbewohner. Ihre Mehrzahl lebt benthonisch; andere sind Freischwimmer, wieder andere leben planktonisch. Die Larven leben meist planktonisch. Verhältnismäßig wenige (Cirripedier) sind sessil geworden und haben durch diese Lebensweise durchgreifende Veränderungen des Körperbaues und der Körperform erfahren, so z. B. Pyrgoma. Eine kleine Anzahl von Crustaceen (im Vergleiche zu dem großen Heere der marinen Formen) ist in das Süßwasser übergegangen, und einzelne leben auf dem Lande an feuchten Stellen.

Die Crustaceen werden in die beiden Unterklassen der Entomostraca und Malacostraca zerlegt. Die erste ist durch die schwankende Zahl der Körpersegmente (z. B. 10 bei Daphniden, 45 bei Apodiden), die zweite durch die konstante Zahl (20) der Segmente gekennzeichnet, von denen hier stets 7 auf den Hinterleib kommen.

1. Unterklasse: Entomostraca.

Die Branchiopoda leben heute fast ausschließlich im Süßwasser oder in Salzseen. Die fossilen Reste treten zuerst (im Kambrium und Silur) in marinen Gesteinen auf, und erst die späteren Gattungen (mit Ausnahme der gleichfalls marinen Gattung Dipeltis) erscheinen auf Süßwasserablagerungen beschränkt. Dies scheint dafür zu sprechen, daß die Gruppe ursprünglich marin war und erst später in das Süßwasser einwanderte, da wir kaum annehmen können, daß es sich bei den altpaläozoischen Branchiopodenresten um Einschwemmungen vom Süßwasser in das Meer handelt.

Die Branchiopoden umfassen sehr verschiedenartige Formen; bei einigen (z. B. bei Apus, Fig. 123) ist ein schildförmiger Cephalothorax vorhanden, bei anderen (z. B. Branchipus, Fig. 124) fehlt ein solcher gänzlich.

Die Cladoceren (mit zweiklappigem, sehr zartem Schild), die „Wasserflöhe“ oder Daphniden, sind bis jetzt noch nicht fossil gefunden

worden. Die zweite Gruppe der Branchiopoden, die Phyllopoden, ist dagegen in verschiedenen Gattungen seit dem Kambrium bekannt. Den nackten Branchipodiden ist die mittelkambrische Gattung Opa-

Fig. 124. Branchipus, ♂. — a = Vorderantenne, a_2 = Hinterantenne, f = Stirnfortsätze, ϕ = Penis, r = Schwanzanhänge. (Nach *Packard*, aus *Boas*.)

binia aus den Burgess-Schiefern Britisch-Kolumbiens einzureihen, die durch den Besitz eines langen Kopfanhanges auffällt (Fig. 125); den Apodiden werden außer Protocaris Marshi (ein Exemplar, aus dem

Fig. 125. Opabinia regalis Walc., aus dem mittleren Kambrium von Britisch-Kolumbia. — 1½ nat. Gr. (Nach *Ch. D. Walcott*.)

Unterkambrium von Nordamerika bekannt), der sich dem lebenden Apus (Fig. 123) in seinem Gesamthabitus auffallend nähert (Fig. 126), noch einige andere Gattungen angereiht, bei denen dem großen Cephalothorax ein kleinerer Rückenschild (bei Burgessia aus dem Mittelkambrium Nordamerikas, Fig. 127) oder zwei Schilder folgen (Dipeltis aus dem Oberkarbon). Die rezente Gattung Estheria, bei der das Schild in zwei gegeneinander bewegliche Klappen geteilt ist, wie bei den Cladoceren (Daphniden) und bei den Ostracoden, ist schon im Devon vorhanden gewesen; sie tritt in gewissen Schichten neben der auffallend ähnlichen Muschelgattung Posidonomya (Fig. 245) auf, von der sie sich erst durch die genauere Untersuchung der Struktur der erhaltenen Hartteile unterscheiden läßt (Fig. 128).

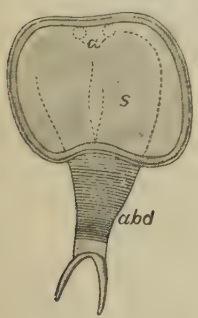


Fig. 126. Protocaris Marshi Walc., ein Phyllopode aus dem unteren Kambrium von Georgia, Vermont (Nordamerika). — Nat. Gr. a = Andeutungen der Augen, s = Rückenschild, abd = vielgliederiges Abdomen. (Nach *Ch. Schuchert*, aus *E. Stromer*.)

Fig. 127. Burgessia bella Walc., aus dem mittleren Kambrium von Britisch-Kolumbia. 2 × 1. (Nach *Ch. D. Walcott*.

Die kleinen, seit dem unteren Kambrium bekannten Muschelkrebse oder Ostracoda sind in allen Formationen anzutreffen und finden sich stellenweise in großen Mengen. Einzelne Gattungen, wie Bairdia, Cytherella und Cypridina, gehen ohne wesentliche Veränderungen vom Untersilur bis zur Gegenwart durch alle Zeiten der Erdgeschichte hindurch und sind ein Beispiel für sogenannte „persistente", d. h. langlebige Typen. Die aus dem Tertiär bekannten Formen schließen sich den lebenden Formen auf das engste an. Die überwiegende Mehrzahl der fossilen Arten ist in marinen Gesteinen gefunden worden; im oberen Karbon erscheinen die ersten Süßwassertypen und werden von da ab

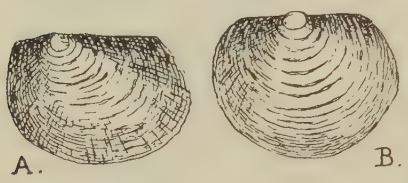


Fig. 128. A: Estheria minuta Goldf., aus der oberen Trias Deutschlands (Lettenkohlendolomit), 6mal vergr. — B: Posidonomya, aus dem oberen Lias Schwabens, zur Darstellung der Ähnlichkeit beider Schalenformen (vgl. Fig. 245). (Aus *E. Dacqué*. 1921.)

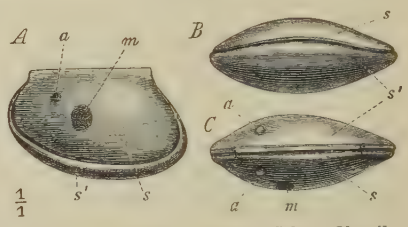


Fig. 129. Leperditia Hisingeri Schm. Obersilur, Gotland. A von links, B von unten, C von oben. *a* Augenfleck, *m* Muskelfleck, *s* linke, *s'* rechte Klappe. (Aus *Steinmann*.)

immer häufiger. Die Schale der Ostracoden besteht aus zwei entweder gleichklappigen oder etwas ungleichklappigen Hälften wie bei den Cladoceren. Die meisten fossilen Reste der Ostracoden gehören zur Unterordnung der Podocopa (Schalenklappen am Vorderrande ohne Ausschnitt für die Antennen), zu denen z. B. die glattschalige Leperditia (Fig. 129) und die skulpturierte Beyrichia (Fig. 130) gehören; auch die in dieselbe Unterordnung einzureihenden Cypriden sind seit dem Paläozoikum (Bairdia schon im Untersilur) bekannt. Die zweite Unterordnung Myodocopa (mit Antennenausschnitt am Vorderrande der Klappen)

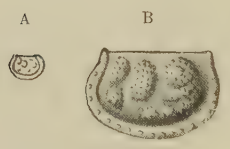


Fig. 130. Beyrichia Bronni Reut. Obersilur, Diluvialgeschiebe, Berlin. Rechte Klappe von außen. A nat. Gr., B vergr. (Nach *F. Römer*, aus *E. Stromer*.)

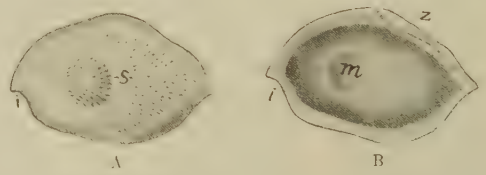


Fig. 131. Cypridina Koninckiana Bosqu., ein Ostracode aus der obersten Kreide von Maastricht (Holland). A linke Klappe von außen, B rechte Klappe von innen, $\frac{23 \cdot 5}{1}$ nat. Gr. — *i* = Einschnitt am Vorderrande, *m* = Muskelansatzstelle, *s* = Stacheln, *z* = Schloßzähne. (Nach *Bosquet*, aus *E. Stromer*.)

läßt sich bis in das Untersilur zurückverfolgen, aus dem die Gattung Cypridina (Fig. 131) bekannt ist.

Unter den Rankenfüßern oder Cirripedia konnten sich nur jene Gattungen fossil erhalten, die ein Gehäuse aus Kalkplatten ausscheiden, die nicht durch einen Häutungsvorgang gewechselt werden. Die Tiere wachsen mit dem Kopfende an der festen Unterlage an.

Die älteste und primitivste Gruppe der gepanzerten Cirripedier scheinen die altpaläozoischen Palaeothoracica zu sein. Der Körper ist hier von einer größeren Zahl dachziegelartig sich deckender Kalkplatten eingeschlossen, die untereinander verschiebbar sind. Bei Lepi-

docoleus (Fig. 132) sind zwei Reihen alternierender Platten, bei Turrilepas vier bis sechs solcher Plattenreihen vorhanden (Fig. 133).

Erst viel später, in der Juraformation, erscheinen Cirripedier mit gestieltem Körper, die der Gruppe der Pedunculata angehören. Bei der Gattung Archaeolepas (oberer Jura) ist der Stiel mit 12—16 Schuppenreihen gepanzert (Fig. 134), während der auf dem Stiele aufsitzende, distale Teil des Körpers (fälschlich „Capitulum" genannt) mit sechs Platten gepanzert ist (ein Paar Scuta, ein Paar Terga, beide an der Ventralseite und durch eine Spalte getrennt, ferner ein unpaares Rostrum und eine dorsale unpaare Carina). Die Platten des Stieles werden als Lateralia unterschieden. Sonst sind in der Regel im Capitulum nur fünf Platten vorhanden.

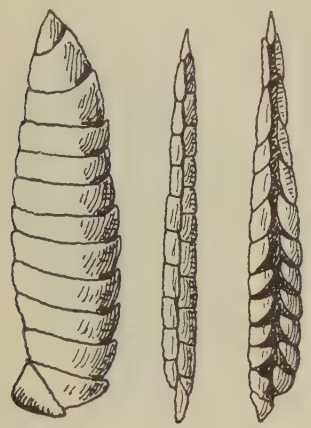


Fig. 132. Lepidocoleus Sarlei Clarke. — Untersilur von New York (Caradoc, Niagarastufe). — 1½ nat. Gr. — *a* = Seitenansicht, *b* = Dorsalansicht, *c* = Ventralansicht. (Nach *J. M. Clarke.*)

Fig. 133. Turrilepas Wrighti Woodw. — Obersilur von Dudley in Wales. Nat. Gr. — (Nach *H. Woodward.*)

Die ungestielten Pedunculata, zu denen die Balaniden oder Meereicheln gehören, die sich in der Brandungszone stellenweise in Massen an Felsen und losen Geröllen festgewachsen finden, erscheinen entweder in Gestalt niedriger Pyramiden, die mit der Grundfläche aufgewachsen sind, wie Balanus (Fig. 135), oder in Gestalt von langgestreckten, auffallend an Hippuriten der Kreide erinnernden Kegeln, die durch die feste Verbindung der Lateralia, des Rostrums und der Carina zustande gekommen

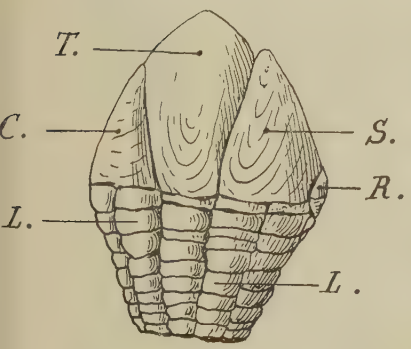


Fig. 134. Archaeolepas Redtenbacheri Opp. — Oberer Jura. — Schematische Darstellung, vergr.; der untere Stielteil in der Zeichnung weggelassen. *C* = Carina, *L* = Lateralplatten des Stieles, *R* = Rostrum, *S* = Scutum, *T* = Tergum.

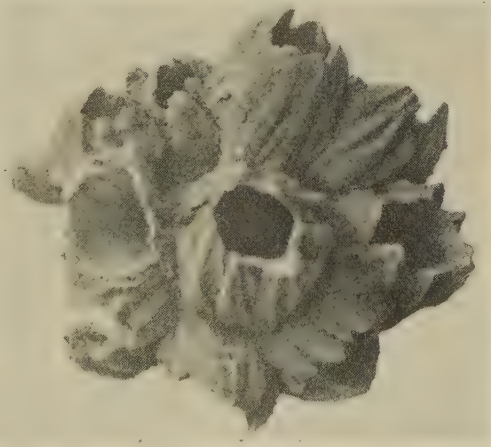


Fig. 135. Kolonie von Balanus Holgeri, aus dem Miozän von Eggenburg in Niederösterreich. Nat. Gr.

sind, während die Scuta und Terga verloren gegangen sind (z. B. Pyrgoma, Fig. 136, und Tamiosoma, Fig. 137). Im Innern bilden sich Querböden aus, wie dies bei den Skeletten vieler festsitzender, kegelförmiger Tiere der Fall ist (Brachiopoden, Hippuriten, Einzelkorallen).

Die ältesten Balaniden sind aus dem Obersilur bekannt (Eobalanus im Obersilur Nordamerikas). Seit dem Tertiär nehmen sie an Verbreitung und Häufigkeit zu.

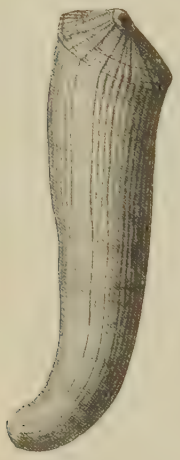


Fig. 136. Pyrgoma costata Kramb., ein infolge der sessil benthonischen Lebensweise hippuritenähnlich gewordener Cirripedier aus dem Miozän Kroatiens, 2mal vergr. (Nach *C. Gorjanovic-Kramberger*.)

Von der Ordnung der Copepoda, die in der Gegenwart durch zahlreiche Formen vertreten ist, die teils eine freischwimmende, teils eine schmarotzende Lebensweise führen und durchwegs kleine, zarte Körper besitzen, sind bisher noch keine fossilen Formen bekannt geworden. Eine von A. Handlirsch (1914) beschriebene Gattung (Euthycarcinus aus der unteren Trias der Vogesen) erscheint als ein primitiver Vorläufer der Copepoden und wurde als Vertreter der Ordnung Archicopepoda unterschieden.

Fig. 137. Tamiosoma gregaria Conr., aus dem oberen Miozän Kaliforniens, in ¼ nat. Gr. (Nach *R. Arnold*.)

2. Unterklasse: Malacostraca.

Die (erste) Ordnung der Leptostraca oder Phyllocariden, die durch die lebende Familie der Nebaliiden repräsentiert wird, ist auch fossil seit dem Kambrium bekannt. Die fossilen Reste geben freilich nur geringen Aufschluß über die systematische Stellung dieser Crustaceen, die mitunter den Branchiopoden eingereiht werden. Ob hier nur äußerliche Ähnlichkeiten zwischen den fossilen und lebenden Formen vorliegen oder ob diese Formähnlichkeit auf Verwandtschaft beruht, bedarf noch der sicheren Feststellung. Da der durch die Nebaliiden vertretene Anpassungstypus unter den Crustaceen nicht vereinzelt dasteht, sondern zweifellos wiederholt unabhängig entstanden ist, so liegt in der Gruppe der fossilen, als Archaeostraca unterschiedenen Formen vielleicht eine gleichfalls ganz selbständige und mit den lebenden Leptostraken in keiner näheren Beziehung stehende Gruppe vor, die in vier Unterordnungen zerlegt worden ist.

Fig. 138 A. Hymenocaris vermicauda Salt., ein Leptostrake aus dem oberen Kambrium von Wales. — Nat. Gr. — *s* = verdrückte Schale, *abd* = Abdomen mit 8 Segmenten und 3 Paar Schwanzstacheln. — (Nach *R. Jones* und *H. Woodward*, aus *E. Stromer*.)

Fig. 138 B. Echinocaris socialis Beech., aus dem oberen Devon Pennsylvaniens, in nat. Gr., von der Dorsalseite gesehen. — *s* = zweiklappige Schale, *abd* = Abdomen, *m* = ? Mandibeln. (Nach *Ch. E. Beecher*, aus *E. Stromer*.)

Auf die Frage nach der systematischen Stellung dieser sonderbaren Formen fällt einiges Licht durch die erst vor kurzem (1920) bekannt gewordene und 1922 von E. Hennig beschriebene Nahecaris Stürtzi Jkl. aus dem Unterdevon von Bundenbach (Rheinland), bei der auch die Antennen, zum Teil mit Tasthaaren, sowie Reste der Thorakalfüßchen erhalten sind; die Länge des erhaltenen Restes (ohne Telson) beträgt 12 cm (Fig. 139).

Die Schale der Archaeostraca ist bei einigen Formen (z. B. Hymenocaris aus dem Oberkambrium von Wales, Fig. 138 A) einfach und ungeteilt, bei Echinocaris aus dem Devon (Fig. 138 B) in zwei Hälften geteilt. Seit dem Perm ist kein Vertreter der Archaeostraca mehr bekannt.

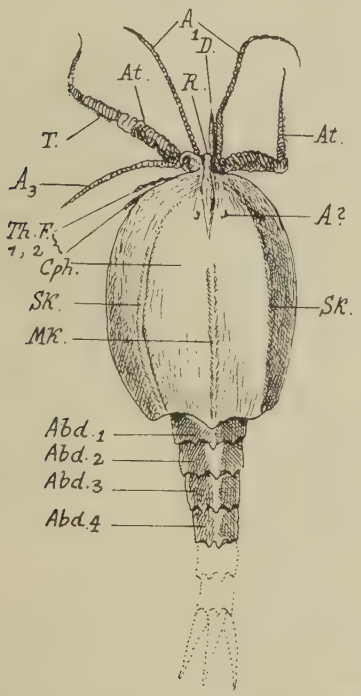


Fig. 139. Rekonstruktion von Nahecaris Stürtzi Jaekel aus den unterdevonischen Schiefern von Bundenbach i. Rh. — Länge des Cephalothorax (*Cph*) 7,5 cm. — Kombiniert nach der Rekonstruktion von *O. Jaekel* und den Photographien von *E. Hennig*, 1922; Original). *A?* = rudimentäre Augenhügel?, A_1 = Antennula, *At* = Antenna, A_3 = dritte Antenne?, *Abd.* = Abdominalsegmente mit feiner Oberflächenskulptur, *Cph.* = Cephalothorax, *D.* = Dorn (von unsicherer Bedeutung), *MK.* = Mittelkante, *SK.* = Seitenkanten des Cephalothorax, *R.* = Rostrum, *T.* = Tasthärchen, *Th. F.*!= Thorakalfüßchen.

Die (zweite) Ordnung der Asseln oder Isopoden ist in sicher dieser Gruppe einzureihenden Resten erst seit dem Jura bekannt, und zwar gehört die Mehrzahl der fossilen Isopoden zu den Meerasseln; die meisten Reste sind Angehörige der marinen Flabelliferen (mit Schwanzfächer), wie z. B. die Gattung Cyclosphaeroma (Fig. 140) aus dem oberen Jura Englands oder die eigentümliche, einer ausgestorbenen Familie (Urdaidae) angehörende Gattung Urda (Fig. 141) aus dem oberen Jura Bayerns, deren phylogenetische Beziehungen zu

Fig. 140. Cyclosphaeroma trilobatum H. Woodw., aus dem Oberjura von Purbeck (England). — ¾ nat. Gr. (Nach *H. Woodward.*)

Fig. 141. Urda rostrata Münster, aus dem Oberjura (lithographischer Schiefer) von Solnhofen in Bayern. — Etwas vergr. (Nach *Kunth.*)

den übrigen großen Stämmen der Malacostraca noch nicht befriedigend aufgehellt erscheinen. Aus dem Tertiär sind einige Landasseln (Oniscoidea) bekannt. Eine selbständige Gruppe, deren Beziehungen zu den Isopoden fraglicher Natur sind, bilden die sich um die oberdevonische Gattung Oxyuropoda (Fig. 142) gruppierenden, asselförmigen Arthropoden.

Die dritte Ordnung, die Amphipoden, kleine, sich im Meer und Süßwasser springend bewegende Krebse, sind nur in wenigen fossilen Resten, z. B. Palaeogammarus aus dem Bernstein des Samlandes (Fig. 143), bekannt, die für die Geschichte dieser Ordnung ganz bedeutungslos sind. Ebenso spielen auch die wenigen fossilen Reste der Ordnung der Syncariden, die sowohl lebend als fossil auf Süßwasserregionen beschränkt sind, keine Rolle. Man kennt Syncariden schon aus dem Karbon. Auch die Ordnung der Schizopoden ist durch einige Reste schon im Paläozoikum (seit dem Devon) vertreten. Die Schwanzflosse dieser

Formen ist entsprechend ihrer freischwimmenden Lebensweise sehr groß und breit, und auch die Füße unterhalb der Brustsegmente sind zu Schwimmfüßen ausgebildet.

Die Ordnung der Decapoda ist hingegen durch zahlreiche, oft sehr gut erhaltene fossile Reste vertreten, die bis in das Perm zurückreichen. Die Entstehung der Decapoden dürfte im Paläozoikum erfolgt sein, aus dem bereits Angehörige der Unterordnung Natantia bekannt sind, die seit jeher gute Schwimmer waren und sich von den meist kriechenden Reptantia durch eine breite Schwanzflosse und Schwimmfüße, sowie durch einen langgestreckten, seitlich komprimierten und schwach gepanzerten Körper unterscheiden. Bei den Reptantia ist der Körper meist verkürzt, der Cephalothorax häufig dorsoventral abgeplattet, wie z. B. bei Eryon (Fig. 144), und in vielen Fällen mit kräftigen Fangfüßen oder Scheren ausgestattet, wie sie die lebenden Hummer zeigen, bei denen sowohl Greif- als Brechscheren ausgebildet sind. Aus dem oberen Jura Deutschlands kennen wir zahlreiche gut erhaltene Decapoden, wie Aeger (Fig. 145), Mecochirus (Fig. 146) und den häufigen Eryon (Fig. 144), dessen rezente Verwandte in der Tiefsee leben.

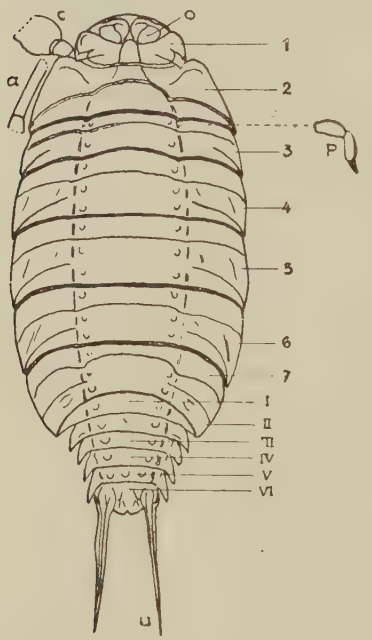


Fig. 142. Oxyuropoda ligioides Carp. et Swain, aus dem oberen Devon von Kilkenny, Irland. — Nat. Gr. — *1 7* = Thorakalsegmente, *I—VI* = Abdominalsegmente, *a* = Antenne, *c* = Scherenfuß, *P* = Endglieder eines Thorakalfußes, *u* = Uropoden, *o* = Augen.
(Nach *Carpenter* und *Swain*, aus *Andrée*.)

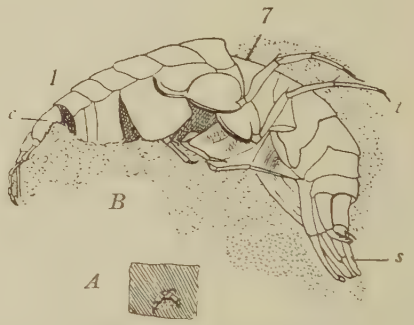


Fig. 143. Palaeogammarus sambiensis Zadd. Bernstein des Unteroligozän, Ostpreußen. A Bernsteinstück mit dem Krebs in natürlicher Größe. B der eingeschlossene Krebs, von Sand umhüllt, stark vergr. *c* Kopf mit Antennen, *1—7* Thorakalsegmente, *t* hintere Thorakalfüße, *s* Springfüße des Abdomens.
(Nach *Zaddach*, aus *E. Stromer*.)

Den langschwänzigen Decapoden (Macruren) steht die Gruppe der Kurzschwänze oder Krabben (Brachyuren) gegenüber, die bis in das Perm zurückverfolgt werden können; die Reste, die aus dem Devon bekannt geworden sind, sind von unsicherer systematischer Stellung. In der Trias der Alpen und Bosniens sind in den letzten Jahren mehrere Gattungen fossiler Brachyuren gefunden worden (z. B. Cyclocarcinus, Mesoprosopon), deren Beziehungen zu den späteren Brachyuren noch nicht ganz aufgeklärt sind; aus dem oberen Jura liegen bereits Verwandte der lebenden Dromien vor. Da eine monographische Bearbeitung der fossilen Decapoden noch aussteht, so sind wir über die stammesgeschichtlichen Beziehungen der fossilen zu den lebenden Decapoden bisher nur gnuenügend unterrichtet.

Die Ordnung der Stomatopoda, zu der der Heuschreckenkrebs (Squilla) gehört, ist seit dem oberen Jura bekannt. Die Gattung Squilla tritt bereits in der oberen Kreide Westfalens und des Libanon auf.

3. Unterklasse: Trilobita.

I. Allgemeine Kennzeichen der Unterklasse. Alle Trilobiten, die zuerst im unteren Kambrium auftreten und im Perm vollständig erlöschen, sind durch den Besitz eines harten, chitinösen Rückenpanzers gekennzeichnet, der in drei Abschnitte gegliedert erscheint: 1. in den Kopfschild, 2. in den aus mehr oder weniger zahlreichen, gegeneinander beweglichen Spangen bestehenden Rumpf und 3. in den Schwanzschild. Erweist sich also in dieser Richtung des Körpers eine Dreigliederung, so tritt uns auch in der darauf senkrechten Richtung, d. h. von links nach rechts, eine Scheidung in die Region der linksseitigen Pleuren, den mittleren Achsenabschnitt und die rechtsseitige Pleurenregion entgegen, so daß die Bezeichnung dieser Tiergruppe als „Trilobiten“ treffend ist.

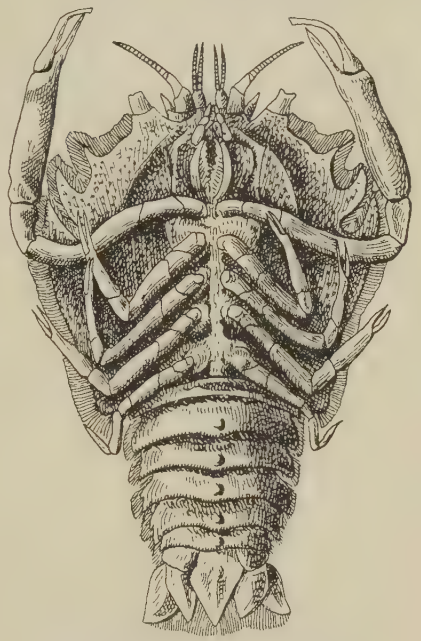


Fig. 144. Rekonstruktion (Ventralansicht) von Eryon arctiformis Schloth., aus dem oberen Jura Bayerns. (½ nat. Gr.)

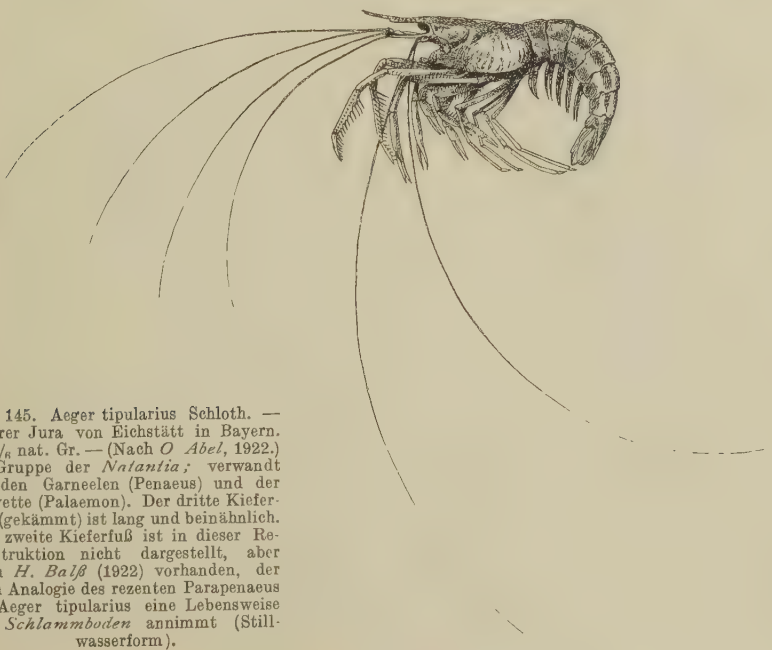


Fig. 145. Aeger tipularius Schloth. — Oberer Jura von Eichstätt in Bayern. — $^1/_6$ nat. Gr. — (Nach *O Abel*, 1922.) — Gruppe der *Natantia;* verwandt mit den Garneelen (Penaeus) und der Crevette (Palaemon). Der dritte Kieferfuß (gekämmt) ist lang und beinähnlich. Der zweite Kieferfuß ist in dieser Rekonstruktion nicht dargestellt, aber nach *H. Balß* (1922) vorhanden, der nach Analogie des rezenten Parapenaeus für Aeger tipularius eine Lebensweise auf *Schlammboden* annimmt (Stillwasserform).

Obwohl wir über die innere Organisation der Trilobiten nur sehr dürftige Kenntnisse besitzen, so reichen doch die eingehenderen Kenntnisse über den Bau der Hartteile aus, um die Trilobiten als einen unter den übrigen Crustaceen ganz isoliert stehenden Stamm zu erkennen. Man hat versucht, zwischen den Trilobiten einerseits und den Merostomata und Arachnoidea andererseits engere verwandtschaftliche Beziehungen festzustellen, ja es ist auch der Versuch unternommen worden, die Trilobiten als die Stammgruppe der Insekten zu kennzeichnen. Bis jetzt ist jedoch für keine dieser Hypothesen durch fossile Übergangsglieder zwischen den verglichenen Gruppen ein Beweis erbracht worden, so daß wir einstweilen daran festhalten müssen, daß die Trilobiten einen sehr alten, isolierten, im Perm erloschenen Seitenzweig des Crustaceenstammes darstellen. Die Ähnlichkeiten mit den Asseln (Isopoden) sind rein äußerlicher Natur und als Konvergenzerscheinungen, aber nicht als Beweise für eine engere Verwandtschaft zu bewerten. Am nächsten stehen noch die Phyllopoden, obwohl auch diese Gruppe nicht als die Stammgruppe der Trilobiten angesehen werden kann.

II. Bau des Panzers. 1. Struktur. Die Grundsubstanz der harten Rückenschale der Trilobiten besteht aus Chitin, das durch Einlagerung von kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk verfestigt wurde.

Fig. 146. Mecochirus longimanus Schloth. — Oberer Jura von Eichstätt in Bayern. — ¾ nat. Gr. — (Gruppe der *Reptantia*; verwandt mit den Langusten [Palinurus]. Der dritte Kieferfuß ist kurz und nicht beinähnlich, ein Scherenfuß fehlt; die Hinterantennen sind zu langen Geißeln ausgezogen.)

Der Panzer ist höchstens 1 mm dick und besteht aus mehreren (etwa 10) übereinander liegenden, dünnen, von Porenkanälchen durchbohrten oder dichten Schichten. In vielen Fällen ist der Panzer durch den Fossilationsprozeß zerstört worden, so daß die Reste nur in Gestalt von Steinkernen überliefert wurden, die jedoch die wesentlichen Merkmale des Panzers wiedergeben, so daß auch die Steinkerne der Trilobitenpanzer eine durchaus brauchbare Grundlage für morphologische Untersuchungen darbieten.

2. Gliederung. In der Längsrichtung erscheint der Panzer in drei Abschnitte geteilt: a) Cranidium (Kopfschild), b) Thorax (Rumpfschild), c) Pygidium (Schwanzschild); auf der Unterseite des Kopfschildes tritt d) das Hypostom (Mundschild) hinzu.

a) Cranidium (= Cephalon). Der Kopfschild ist vorn in der Regel halbkreisförmig abgeschnitten und schließt hinten mit geradem oder schwach konkavem Rande an das erste Rumpfsegment an.

Der mittlere Teil des Kopfschildes (Fig. 147) wird durch zwei Längsfurchen von den Seitenteilen geschieden und ist meist als gewölbte Partie, die „Glabella" genannt wird, von den zu beiden Seiten anschließenden „Wangen" getrennt, auf denen die Augenhügel stehen. Die Wangen enden entweder mit stumpfen Außenecken oder

Cranidium is a cephalon min

sind zu langen Hörnern ausgezogen, wie z. B. bei Olenellus (Fig. 149), Paradoxides (Fig. 150), Harpes (Fig. 151) und Trinucleus (Fig. 152). Mitunter verliert der Kopfschild durch seitliches Herabbiegen der Außenränder (z. B. bei Aeglina, Fig. 153) den Charakter eines Schildes gänzlich.

Bei den sehr primitiven Mesonaciden, z. B. bei Mesonacis (Fig. 154), oder den hochspezialisierten Agnostiden (Fig. 155) besteht der Kopfschild aus einer einzigen Panzerplatte; sonst wird durch glatte, scharflinige Nähte (Suturen) der Kopfschild 1. in

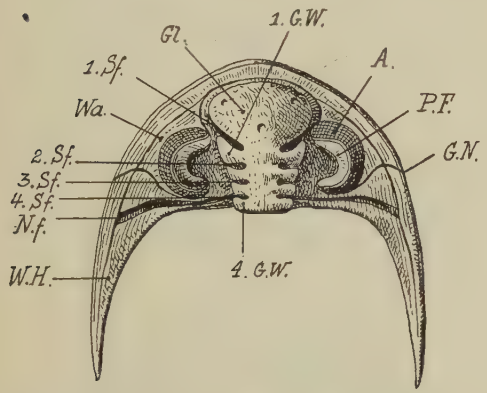


Fig. 147. Kopfschild von Dalmania Hausmanni Brgt., aus dem Devon Böhmens. *1 G.W.*, *4.G.W.* = 1. und 4. Glabellarwulst, *Gl* = Glabella, *Wa.* = Wange, *W.H.* = Wangenhorn, *S.f.* = Seitenfurchen (1. bis. 4.), *G.N.* = Gesichtsnaht, *N.f.* = Nackenfurche, *A.* = Auge, *P.F.* = Palpebralflügel. (¾ nat. Gr.)

Fig. 148. Wangenteil des Kopfschildes von Parabolina spinulosa Wahlb., aus dem oberen Kambrium Schwedens; 3mal vergr. Seitlich vom Augenhügel sind die zahlreichen Eindrücke der „Leberschläuche" sichtbar. (Nach *G. Lindström.*)

die mediane „Glabella" und die anschließenden „festen Wangen" mit den Augenhügeln und 2. in die randlichen „freien Wangen", also in drei selbständige Panzerstücke zerlegt, deren Zahl auf zwei erniedrigt werden kann, wenn sich die freien Wangen längs des Vorder-

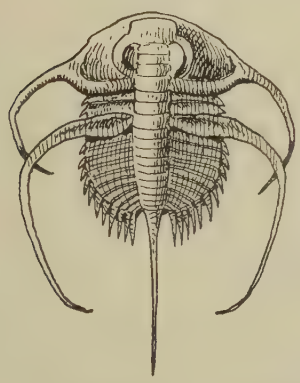


Fig. 149. Olenellus Fremonti Walc., aus dem Unterkambrium der Highland Range in Nevada. Nat. Gr. Nach *Ch. D. Walcott.*)

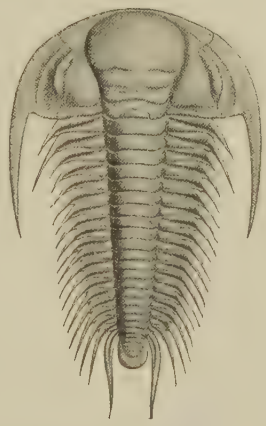


Fig. 150. Paradoxides bohemicus Boeck., aus dem mittleren Kambrium von Ginetz, Böhmen. — Junges Exemplar in nat. Gr. (Nach *J. Barrande.*)

randes des Kopfschildes miteinander durch eine Querspange verbinden. Bei einigen Familien kann auch ein eigenes Schildchen am Vorderende des Kopfschildes in der Mittellinie ausgebildet sein, der Rostralschild.

Die Glabella ist an den Seitenrändern gegen die Wangen zu durch quere, mitunter sehr tiefe Furchen eingekerbt, so daß eine Reihe von

hintereinander liegenden Glabellarwülsten zu unterscheiden sind. Bei den primitivsten Trilobiten, den unterkambrischen Mesonaciden, laufen fünf bis vier transversale Furchen quer über die Glabella, so daß im ganzen hinter dem vorn liegenden Stirnlappen fünf hintereinanderliegende Glabellarwülste auftreten[1]). Dies beweist, daß die noch unbekannten Vorfahren der Mesonaciden einen kleineren Kopfschild besaßen, der erst durch Einbeziehung von fünf Rumpfsegmenten vergrößert wurde, ebenso wie der Schwanzschild durch allmählich sich steigernde Einbeziehung der hintersten Rumpfsegmente erst seinen schildartigen Charakter erhielt. Im Verlauf der Stammesgeschichte der Trilobiten wird die Zahl der queren Glabellarfurchen in der Regel auf drei reduziert, die nur mehr als seitliche Einkerbungen der Glabella erscheinen, wie dies übrigens auch schon bei Typen mit fünf Glabellarwülsten der Fall ist, z. B. bei Dalmania (Fig. 147).

Fig. 151. Harpes ungula Sternberg, von der linken Seite gesehen. — Obersilur von Beraun in Böhmen. — Ungefähr 2mal vergr. (Nach *J. Barrande.*)

Fig. 152. Trinucleus concentricus Eaton, aus dem Mittelsilur der Vereinigten Staaten Nordamerikas. Körperlänge 3 cm. (Nach *W. B. Scott.*)

Fig. 153. Aeglina prisca Barr. — Mittelsilur Böhmens. — Körperlänge etwa 5 cm. (Nach *J. Barrande.*)

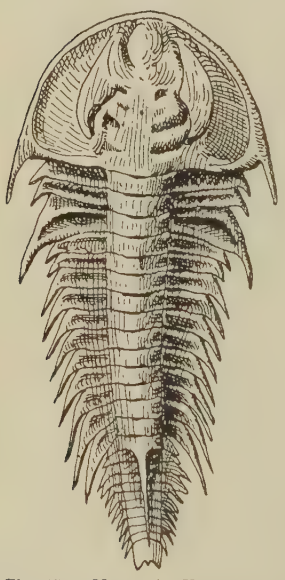


Fig. 154. Mesonacis Vermontana Hall, aus dem Unterkambrium von Georgia, Vermont, N.-Amerika. — ¾ nat. Gr. (Nach *Ch. D. Walcott.*)

b) Thorax. Zwischen dem Kopfschild und dem Schwanzschild liegen die queren, meist schmalen Rumpfsegmente. Ihre Zahl schwankt von 29 (bei Harpes, Fig. 151) bis 2 (bei Agnostus, Fig. 155) und beträgt durchschnittlich 8—16; ursprünglichere Typen sind im allgemeinen durch eine große, spezialisierte durch eine niedere Zahl von Rumpfsegmenten gekennzeichnet.

Die Segmente werden durch zwei zur Mittellinie des Körpers parallele Furchen (eine linke und eine rechte) in einen mittleren, höher gewölbten und die zwei seitlichen Abschnitte geteilt. Den Gesamtab-

Fig. 155. Agnostus pisiformis L., oberes Kambrium Schwedens, vergr. (Nach *O. Jaekel.*)

1) Unter diesen Glabellarwülsten ist der Nackenring (Occipitalring), unter den Furchen die Nackenfurche (Occipitalfurche) mitgerechnet.

schnitt der medianen, höher gewölbten Segmentteile, der sich in die medianen, höher gewölbten Abschnitte des Kopfschildes und des Schwanzschildes fortsetzt, nennt man die Spindel oder die Rhachis, die Seitenteile der Rumpfsegmente die Pleuren. Der Rhachisteil eines Rumpfsegmentes wird als Mesotergit, die Seitenteile als die Pleurotergite unterschieden.

Die Segmente nehmen meist vom 3. (2. oder 4.) an von vorn nach hinten gleichmäßig an Breite und Länge ab. Das 3. (2. oder 4.) Rumpfsegment ist bei manchen Arten auffallend vergrößert, so z. B. bei Mesonacis (Fig. 154) und Olenellus (Fig. 149), wo das betreffende Segment zu langen Stacheln ausgezogene Pleurotergite trägt. Eine weitere Ausnahme ist Acidaspis (Fig. 156), deren Pleurotergite mit langen Stacheln bewehrt sind, die von vorne nach hinten allmählich an Länge zunehmen.

c) Pygidium. Der Schwanzschild ist aus der Vereinigung von ursprünglich freibeweglichen Rumpfsegmenten entstanden; die Grenzen sind häufig noch deutlich zu beobachten. Die Form des Pygidiums schwankt in weiten Grenzen und ist in hohem Grade durch die Lebensweise, namentlich die

Fig. 156. Acidaspis mira Barr., aus dem Obersilur von Lodenitz in Böhmen. ½ nat. Gr. (Orig.)

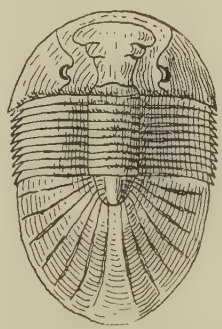


Fig. 157. Bronteus planus, Corda, aus dem Obersilur von Kozel bei Beraun. ¾ nat. Gr. (Nach *J. Barrande*).

Bewegungsart der Tiere beeinflußt worden; der Hinterrand kann gerundet sein (Fig. 157) oder einen langen Medianstachel tragen (Fig. 149) oder viele Lappen, Zacken oder Stacheln aufweisen (Fig. 156, 158).

d) Hypostom. Der Unterseite des Kopfschildes liegt ein in der Form sehr wechselndes einheitliches Schildstück an, das vor der Mundöffnung steht und wahrscheinlich der Oberlippe von Apus homolog ist. Die Formunterschiede des Hypostoms spielen bei der Unterscheidung der Arten und Gattungen eine sehr große Rolle. Der Vorderrand des Hypostoms liegt dem nach unten und hinten umgeschlagenen Vorderrande des Kopfschildes dicht an (Fig. 163).

3. Augen. Die Trilobiten zeigen in der Ausbildung der Augen sehr große Unterschiede. Bei der Mehrzahl der Trilobiten sind die Augen als halbmondförmige, aus zahlreichen Facetten bestehende Augenwülste ausgebildet; auf 1 qmm kommen etwa 14—16 Facetten zu stehen, und ihre Zahl steigt bei Bronteus (Fig. 157) auf 4000, bei Remopleurides sogar auf 15000 in einem Auge. Bei anderen Formen sind dagegen keine Facettenaugen, sondern zahllose, dicht nebeneinanderstehende Gruppen von Einzelaugen ausgebildet. Wieder andere Typen, wie z. B. Harpes

(Fig. 151), zeigen 2—3 getrennte kleine Einzelaugen auf der Mitte der Wangen; bei anderen aber erheben sich die Augen auf hohen Stielen über die Wangenflächen und bilden „Stielaugen" wie bei vielen Tiefseekrebsen, Dibranchiaten usw. Endlich sind zahlreiche Trilobiten völlig blind, und zwar nicht, wie früher vielfach angenommen wurde, primär blind, sondern erblindet; dies beweist unter anderem der blinde Trinucleus (Fig. 152), der in der Jugend noch ein kleines Einzelauge auf jeder Wangenplatte besitzt. Enorm vergrößert und von der Oberseite des Kopfschildes auf die Unterseite desselben übergreifend sind die Augen von Aeglina (Fig. 153).

III. Gliedmaßen. Bei einigen wenigen Trilobitenarten sind uns infolge günstiger Erhaltungsbedingungen die sonst verloren gegangenen Gliedmaßen erhalten geblieben (Fig. 165). Unter dem Kopfschild liegt ganz vorne ein vereinzeltes Paar geißelförmiger, vielgliedriger Fühler (Antennulae); hinter dem Hypostom treten im Bereiche des Kopf-

Fig. 158 A. Lichas scabra Beyr., aus dem Obersilur von St. Johann bei Beraun in Böhmen. Vom Kopfschild und Hypostom ist hier nur der Abdruck sichtbar. (Nach *J. Barrande.*)

Fig. 158 B. Lichas armatus Goldf., aus dem Devon von Gees in der Eifel, in ¾ nat. Gr., von oben und von links gesehen. *r. A.* = rechtes, *l. A.* = linkes Stielauge. Orig. im Senckenberg-Mus. Frankfurt a. M. (Nach *R.* u. *E. Richter.*)

schildes vier und unter jedem Rumpfsegment je ein Paar Spaltfüße auf, ein weiterer Beweis dafür, daß vier Rumpfsegmente in den Kopfschild einbezogen worden sind, der im primitivsten Stadium nur aus dem vordersten Glabellarwulste bestand. Jeder Spaltfuß ist gegabelt, und zwar ist der vordere, sechsgliedrige Endopodit unbeborstet, der hintere, vielgliedrige Exopodit am Hinterrand mit dichtstehenden, feinen Borsten besetzt gewesen. Die vordersten Spaltfußpaare unter dem Kopfschild waren als Kaufüße ausgebildet.

IV. Darmkanal. Die Mundöffnung der Trilobiten liegt hinter dem Hinterrande des Hypostoms; der Darm erweitert sich unterhalb der Glabella zu einem Magen, der gegen die Augengegend die „Leberschläuche" entsandte, deren Eindrücke auf der Unterseite des Kopfschildes beobachtet worden sind, z. B. bei Parabolina (Fig. 148). Der hintere Darmteil verlief unter der Rhachis des Thorax bis unter das Pygidium.

V. Lebensweise. Die Trilobiten treten stellenweise, wie in den Trinucleusquarziten des böhmischen Untersilurs (D_2) in ungeheuren Mengen auf, aber ihre Panzer sind meist zerfallen. Es scheint so, als ob die tausende, meist rostgelb gefärbten Steinkerne von Trinucleus Goldfussi aus diesen Quarziten nicht von Tieren herrühren, die an dieser Stelle lebten, sondern daß es die schon als Trümmer eingeschwemmten Leichen von Formen sind, die an anderen Stellen lebten und nur von den Uferwellen in großen Massen lokal angehäuft wurden. Trotzdem ist aber aus der spezifischen Gleichförmigkeit der in diesen Quarziten angehäuften Reste der Schluß zu ziehen, daß diese Trilobitenarten in dichten Scharen und großer Individuenzahl ihr Lebensgebiet bewohnten, aus dem ihre Reste gegen das Ufer geschwemmt wurden.

Die überwiegende Mehrzahl der Trilobiten (man hat bis jetzt ungefähr 2000 Arten von etwa 200 Gattungen unterschieden) haben eine kriechende Lebensweise, ähnlich wie die Asseln oder Isopoden geführt. Die Körperform dieser kriechenden Trilobiten ist durch folgende Kennzeichen umgrenzt: flacher Körper, kleines Pygidium, großer, flacher Kopfschild, der oft in lange Seitenhörner, wie z. B. bei Harpes (Fig. 151), ausgezogen ist, und Augen von nicht zu geringer, aber auch nicht zu bedeutender Größe, die den Seitenrändern der Glabella genähert sind.

Andere Typen sind als im Schlamm grabende Tiere zu deuten. Bei diesen ist in der Regel das Pygidium zu einem langen Medianstachel (Schwanzstachel) ausgezogen, der wahrscheinlich in ähnlicher Weise dem Tiere das Einwühlen in den Bodenschlamm erleichterte, wie dies beim lebenden Molukkenkrebs (Limulus) der Fall ist.

Dagegen sind wohl jene Körpertypen, deren Rückenseite stärker gewölbt ist, bei denen das Pygidium einen ganzrandigen, großen, dem Kopfschild in den allgemeinen Umrissen gleichenden Schild bildet (z. B. Bronteus, Fig. 157) und bei denen die Augen dem Seitenrande des Kopfschildes genähert sind oder sogar auf dessen Unterseite übergreifen (z. B. Aeglina, Fig. 153), als Schwimmtiere anzusprechen. Wie L. Dollo gezeigt hat, dürfen wir für Aeglina eine Rückenlage beim Schwimmen annehmen; bei Aeglina prisca berühren sich die enorm vergrößerten Fazettenaugen auf der Unterseite des Kopfschildes beinahe, und bei Aeglina armata sind sie auf der Ventralseite miteinander verschmolzen. Aeglina scheint, nach der Analogie von Synodontis (Familie der Siluriden), Notonecta (ein Hemiptere), Branchipus (ein Phyllopode, Fig. 124) usw., sich auf dem Rücken schwimmend bewegt zu haben und hat wahrscheinlich in der Nacht an der Oberfläche des Meeres gejagt.

Die Typen mit langen, dünnen Stacheln wie Acidaspis (Fig. 156) sind kaum Bodenbewohner oder Grabtiere, sondern jedenfalls Schwimmtiere gewesen, und zwar scheinen ihnen die langen Stacheln das Schweben im Wasser ermöglicht zu haben, so daß wir unter den Trilobiten benthonische, nektonische und planktonische Typen zu unterscheiden haben.

Die Spezialisationen der Augen, die wir bei vielen Trilobiten finden, sind zweifellos als Anpassungen an bestimmte Lichtverhältnisse anzusehen. Wir finden neben normalen Fazettenaugen von nierenförmiger Gestalt sowohl enorm vergrößerte Augen, wie bei der schon genannten Gattung Aeglina (Fig. 153), als auch langgestielte Augen, wie bei Asaphus (Fig. 159), Acidaspis und Lichas. Derartige Spezialisationen finden sich in ähnlicher Ausbildung bei verschiedenen Fischen, Crustaceen und Dibranchiaten und sind eine Folgeerscheinung des Aufent-

haltes in lichtarmen Regionen. Solche lichtschwache oder dysphotische Gebiete sind die Meerestiefen, in die das Sonnenlicht nicht mehr hinabdringen kann; die oberste (sonnenlichtreiche oder euphotische) Lichtzone des Meeres reicht von 0—80 m Tiefe, die unter ihr folgende sonnenlichtschwache oder dysphotische Zone von 80—350 m, während in die unter ihr folgenden Tiefen überhaupt kein Sonnenlicht mehr einzudringen vermag, so daß diese Zone als die sonnenlichtlose oder aphotische Zone unterschieden wird. Das Fehlen des Sonnenlichtes in der aphotischen Zone ist jedoch nicht gleichbedeutend mit dem gänzlichen Fehlen des Lichtes, da sich in diesen Tiefen zahlreiche Organismen vorfinden, die Leuchtorgane besitzen und daher die großen Meerestiefen zwar als sonnenlichtlos, aber nicht als lichtlos zu betrachten sind. Daher sind auch in sehr großen Tiefen der heutigen Meere noch Organismen anzutreffen, deren Sehwerkzeuge zwar an die Lichtarmut entweder durch Vergrößerung der Sehfläche zu Kugelaugen oder durch die Ausbildung von Stielaugen oder durch die Entstehung von Teleskopaugen angepaßt, aber nicht gänzlich verloren gegangen sind. Ein völliges Blindsein ist bei Meerestieren fast nur dort nachgewiesen, wo es sich um Typen handelt, die im Bodenschlamm eingegraben leben, also in einer absolut lichtlosen Region. Dies ist der Fall bei der einzigen blinden Dibranchiatengattung (Cirrothauma) sowie bei dem Tiefseerochen Benthobatis; vielleicht sind auch die wenigen völlig erblindeten übrigen Tiefseefische (Ipnops, Cetomimus, Barathronus, Aphyonus, also nur vier von 309 lebenden Tiefseefischgattungen) schlammwühlende und nicht frei über dem Meeresboden schwimmende Formen. Das gleiche gilt auch von den blinden Crustaceen (z. B. Calianassa subterranea) der heutigen Meere. Wir werden daher auch annehmen dürfen, daß die völlig blinden Trilobiten, wie Trinucleus (Fig. 152), Schlammwühler gewesen sind, die nicht notwendigerweise in großen Meerestiefen gelebt zu haben brauchen, ebenso wie ja auch die im Litoral lebenden, aber im Schlamm wühlenden Rochengattungen Bengalichthys (15 Faden Tiefe) und Typhlonarce (36 Faden Tiefe) gänzlich erblindet sind.

Fig. 159. Vorderansicht des Kopfschildes von Asaphus Kowalewskyi, um die Länge der Augenstiele zu zeigen. — Untersilur Rußlands. — Nat. Gr. (Nach *Salter*.)

Auffallend ist die verhältnismäßig hohe Zahl blinder Trilobiten. Entweder sind alle Arten einer Gattung erblindet (Typhloproetus, Agnostus, Microdiscus, Dionide, Ampyx, Conocoryphe u. a.), oder es sind unter nahe verwandten Arten, die zu einer Gattung zusammengefaßt werden, blinde neben sehenden Formen vertreten, und zwar handelt es sich in den letzteren um Typen, die spezialisierte Augen besitzen (Illaenus, Harpes, Phacops) und unverkennbar an ein lichtarmes Lebensgebiet gebunden erscheinen. Daß das Leben in lichtlosen Gebieten bei den Angehörigen verschiedener Stämme in gleicher Weise die Erblindung zur Folge hat, zeigen die verschiedenen Gattungen der Proetiden.

Da aber bei Ampyx der Besitz langer Panzerstacheln als eine Anpassung an das Schweben anzusehen ist, so scheint dies im Widerspruch mit der Reduktion der Augen aller Arten dieser Gattung infolge des Aufenthaltes in lichtarmen Regionen zu stehen und vor allem mit der Erblindung als Folge des Einwühlens im Schlamm einzelner Arten der Gattung. Wir wissen jedoch, daß z. B. der lebende Tiefseekrebs Cysto-

soma Neptuni (Fig. 160) tagsüber in den lichtschwachen tieferen Meeresregionen unterhalb der 80 m-Linie lebt (gewöhnlich in einer Tiefe von etwa 80—200 m), in der Nacht jedoch zur Meeresoberfläche emporsteigt. Das gleiche können wir für die Acidaspisarten mit an die dysphotische oder aphotische Region angepaßten, d. h. verloren gegangenen Augen annehmen; tagsüber lebten sie entweder auf dem Meeresboden oder in ihn eingewühlt und erhoben sich in der Nacht in die höheren Wasserschichten. Beachtenswert ist das Vorhandensein kleiner Augen bei jugendlichen Exemplaren von Trinucleus, der erst im späteren Alter eine dauernd aphotische Lebensweise annahm und dabei völlig erblindete.

Es ist keineswegs ausgeschlossen, daß manche in der dysphotischen Region lebenden Trilobiten Leuchtorgane so wie viele andere Tiefseetiere besessen haben, und vielleicht sind in den kleinen reihenförmig angeordneten Knöpfchen des Rückenpanzers von Acidaspis, Deiphon, Encrinurus und vielen anderen Formen die Sockel von Leuchtkörpern zu erblicken, wie sie z. B. der Tiefseekrebs Acanthephyra debilis trägt.

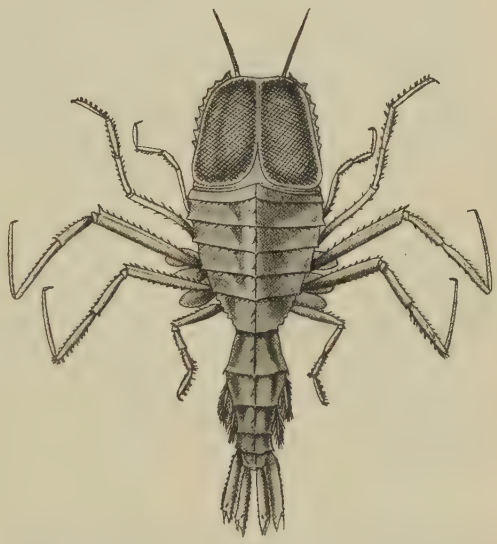


Fig. 160. Cystosoma Neptuni Guer., ein Amphipode aus dem Pelagial des Atlantik, Indik und Pazifik. Nat. Länge etwa 10 cm. (Nach *R. von Willemoes-Suhm.*)

Die Trilobiten haben (mit wenigen Ausnahmen, wie z. B. Paradoxides) das Vermögen besessen, sich nach Art der Asseln oder Gürteltiere einzurollen und derart vor Angriffen auf die ungeschützte Unterseite zu schützen (Fig. 161, 171). Bei Formen mit wenigen Rumpfsegmenten (z. B. Agnostus, Fig. 155), deren Kopfschild und Schwanzschild fast gleich groß und gleich geformt sind, erfolgte der Schutz der Unterseite durch ein Zusammenklappen des Kopf- und Schwanzschildes.

VI. Körpergröße. Die Trilobiten waren der überwiegenden Mehrzahl nach kleine Tiere von 3—12 cm Körperlänge; einzelne Gattungen, wie z. B. Agnostus, erreichten oft nur 1 cm Gesamtlänge, während andere, wie Asaphus, bis 30 cm, der größte bisher bekannte Trilobit Uralichas Ribeiroi dagegen 70 cm Länge aufweisen.

VII. Ontogenie. Bei mehreren Trilobitengattungen sind die Veränderungen der Körperform im Laufe der ontogenetischen Entwicklung festgestellt worden. Das früheste Entwicklungsstadium bildet das sogenannte Protaspisstadium, bei dem der Panzer einen sehr kleinen, etwa einen halben Millimeter im Durchmesser haltenden Schild darstellt, auf dem sich bereits deutlich die Unterscheidung eines medianen, stärker gewölbten Längswulstes bemerkbar macht, der der Rhachis des erwachsenen Tieres entspricht. Eine Trennung in Kopfschild, Rumpfsegmente und Schwanzschild tritt erst in späteren Entwicklungsstadien

ein, und zwar wird zuerst der Schwanzschild abgetrennt, dem die Rumpfsegmente in immer zunehmender Zahl folgen, bis die volle Zahl derselben erreicht ist, die das erwachsene Tier aufweist. Später treten zwar noch verschiedene Häutungen ein, ohne daß sich jedoch die gegenseitigen Größenverhältnisse der Panzerabschnitte ändern würden. In frühen Jugendstadien der im erwachsenen Zustand häufig blinden Trinucleiden sind kleine Augen beobachtet worden, während andererseits bei kambrischen Trilobiten (z. B. bei den Oleniden) die Augen erst später auftreten, und zwar zuerst am Seitenrande des Kopfschildes; später rücken sie bei diesen Formen gegen die Mitte des Kopfschildes. Daraus ergibt sich, daß die frühen Jugendstadien der Oleniden Schwimmtiere gewesen sein müssen, die erst später zur benthonischen Lebensweise übergingen.

VIII. Systematik und Stammesgeschichte. Die verschiedenen Versuche, die Trilobiten in ein natürliches, ihren Verwandtschaftsverhältnissen entsprechendes System zu bringen, haben bis jetzt zu keiner in jeder Hinsicht befriedigenden Gruppierung geführt. Man hat versucht, die verschiedene Zahl der Rumpfsegmente als Grundlage der Trilobitensystematik zu verwenden, andere Forscher haben auf die Formunterschiede der Pleuren besonderes Gewicht gelegt, wieder andere haben die verschiedenen Spezialisationen der Augen in den Vordergrund gestellt, während von einer weiteren Gruppe von Paläontologen der verschiedene Grad des Einrollungsvermögens als ein Mittel zur Unterscheidung der kleineren und größeren Gruppen herangezogen wurde. Auch der Versuch, aus dem Verlauf und der Anordnung der Gesichtsnähte die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Trilobitenstämme zu ermitteln, hat zu keiner Klärung der Frage geführt, da sich in den drei nach diesem Gesichtspunkte unterschiedenen Gruppen Familien vereinigt finden, die sich auf Grund anderer Merkmale als nicht näher verwandt erwiesen haben.

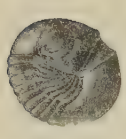


Fig. 161.

Fig. 162.

Illaenus Katzeri, eingerollt und in aufgerollter Stellung, aus dem unteren Silur Böhmens. $^1/_3$ nat. Gr. (Nach *M. Neumayr.*)

Alle diese Versuche, denen noch das auf Grundlage der Größenverhältnisse von Kopfschild und Schwanzschild aufgestellte System zuzuzählen ist, geben kein zutreffendes Bild von der Stammesentwicklung und der durch sie bedingten natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Trilobiten.

Die früher allgemein herrschende Auffassung von der phylogenetischen Entwicklung der Trilobiten nahm an, daß die primitivsten Formen ein kleines Pygidium und eine große Zahl von Rumpfsegmenten besaßen und daß durch Einbeziehung von Rumpfsegmenten in den Kopfschild, mehr noch in den Schwanzschild, eine sekundäre Reduktion der Zahl der Rumpfsegmente eintrat. Obwohl wir aus den Bildern, die uns die ontogenetische Entwicklung der Trilobiten darbietet, zu dem Schlusse geführt werden müßten, daß sich eine reichere Gliederung des Rumpfes in zahlreiche Segmente erst im Laufe der Stammesgeschichte der Trilobiten anbahnte, weil wir dieselben erst schrittweise auftreten sehen, nachdem sich zuerst das Cranidium und dann das Pygidium gebildet hat, so spricht doch andererseits alles dafür, daß die Trilobiten ursprünglich einen aus zahlreichen Segmenten bestehenden Rumpf

besaßen, dessen vordere in das Cranidium, und dessen hintere in das Pygidium einbezogen wurden, wodurch die ursprünglich hohe Zahl der Rumpftergite eine erhebliche Verminderung erfuhr. Nach dieser Auffassung würde also das Bild, das uns die ontogenetische Entwicklung der Trilobiten darbietet, durchaus nicht mit den Spezialisationsfolgen im Laufe der Phylogenie übereinstimmen, ja sogar geradezu das entgegengesetzte Bild geben.

Die Erklärung dieses scheinbaren Widerspruches ist jedoch darin zu suchen, daß sich, wie z. B. die Entwicklung von Dechenella und Phillipsia (Fig. 167) zeigt, die Zahl der im Pygidium enthaltenen Segmente auch ohne Einbeziehung der Rumpfsegmente vermehren kann; diese Vermehrung erfolgt aus einem am Vorderrande des Schwanzes liegenden „Sprossungsgürtel", der sowohl freie Rumpfsegmente als auch Segmentanlagen liefern kann, die nicht zur selbständigen Entwicklung gelangen und von vornherein mit dem Pygidium verschmelzen. So können also sogar noch im Devon und Perm Formen mit gliederreichen Schwanzschildern aus solchen mit gliederarmen ohne Abnahme der Rumpfsegmente hervorgehen.

Auch die Untersuchungen über die Agnostiden haben gezeigt, daß die Größe des Kopfschildes und des Schwanzschildes sekundärer Natur ist. Vor allem ist die Größe des Pygidiums bei Agnostus (Fig. 155) und der ganzen Familie der Agnostiden als eine spezielle Anpassung an das Zusammenklappen des Cranidiums und Pygidiums wie in einem Scharniergelenk, das durch die beiden oder die drei erhaltenen Rumpfsegmente gebildet wird, anzusehen. Die Quergliederung des Pygidiums von Microdiscus beweist, daß sehr viele Rumpfsegmente in das Pygidium dieser Gattung einbezogen worden sein müssen. Wir werden daher die Agnostiden nicht, wie das meist geschieht, an den Anfang der Stammesreihe der Trilobiten stellen dürfen, sondern diesen Platz den Mesonaciden, Oleniden und Dicellocephaliden zuweisen.

Schon im älteren Kambrium treten uns mindestens vier, vielleicht fünf verschiedene Stammesreihen entgegen, deren Trennung voneinander schon viel früher erfolgt sein muß, da wir zwischen diesen Stämmen keine Übergangsglieder kennen. Die Agnostiden müssen wir als einen hoch spezialisierten Seitenzweig ansprechen; obwohl die Mesonaciden in mancher Hinsicht sehr primitiv sind (Kleinheit des Pygidiums, große Zahl der Rumpfsegmente mit kleinen Pleuren), sind sie in anderen Merkmalen (Größe des Cranidiums und Verschmelzung seiner Elemente zu einem einheitlichen Schild sowie im Verhalten der Augenleisten) als spezialisierte Typen anzusehen, die nicht als die Ausgangsglieder jüngerer Stämme betrachtet werden können. Als solche kommen dagegen die Oleniden in Betracht, aus denen nach neueren Untersuchungen folgende Familien hervorgegangen sind: Harpedidae (Untersilur bis Devon), Calymmenidae (Untersilur bis Unterdevon), Homalonotidae (Silur und Devon), Trinucleidae (Untersilur) und Proetidae (Silur bis Perm). Eine zweite Stammgruppe bilden die schon im Unterkambrium auftretenden Dicellocephaliden, von denen folgende Familien abzuleiten sind: Asaphidae (Silur), Illaenidae (Silur), Bronteidae (Untersilur bis Oberdevon), Lichadidae (Untersilur bis Devon) und Acidaspidae (Untersilur bis Devon). Die Herkunft der Cheiruridae (unterstes Silur bis Devon), Encrinuridae (Silur) und Phacopidae (Untersilur bis Devon) ist unsicher, doch scheinen engere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Oleniden zu bestehen, so daß diese Familie neben der der Di-

cellocephaliden eine besondere Bedeutung in phylogenetischer Hinsicht besitzt.

Die Blütezeit der Trilobiten fällt in das untere Silur; bereits im mittleren Kambrium war jedoch eine große Zahl verschiedener, zum Teil hochspezialisierter Typen, wie z. B. die Agnostiden, vorhanden, so daß die Entstehung der Trilobiten in die archäozoische Epoche zu verlegen ist, schon mit Rücksicht darauf, daß die verschiedenen kambrischen „Familien" scharf geschieden auf den Plan treten und sich voneinander schon viel früher getrennt haben müssen. Im oberen Silur gingen die Trilobiten überall sichtlich zurück, noch mehr im Devon, dessen Ende nur mehr von den Proetiden überlebt worden ist. Diese Familie rettet sich mit wenigen Arten durch die Steinkohlenformation bis in die Permformation, aus der noch drei Gattungen bekannt sind: Phillipsia, Griffithides und Anisopyge.

IX. Beispiele wichtiger Trilobitengattungen. 1. Paradoxides (Fam. Mesonacidae). Der Rumpfabschnitt umfaßt eine große Zahl (16—20) Segmente, deren Pleuren klein sind; der Kopfschild trägt lange Seitenhörner, das Pygidium ist klein. Die Gattung ist leitend für das mittlere Kambrium von Europa und Nordamerika (Fig. 150). Zu derselben Familie gehören unter anderen die Gattungen Olenellus (Fig. 149) und Holmia (Fig. 163).

Fig. 163. Holmia Kjerulfi. Linn., aus dem unteren Kambrium von Tomten in Ringsacker, Norwegen. Ungefähr nat. Gr. — Der Kopfschild ist links zum Teil aufgebrochen, um das Hypostom zu zeigen. (Nach *Linnarsson*.)

2. Sao (Fam. Olenidae, Unterfam. Ptychoparinae). Pygidium sehr klein, Rumpf mit 17 Segmenten. Ontogenie der Gattung bei Sao hirsuta (Fig. 164) bekannt. Dieser kambrischen Gattung schließen sich unter anderen die Gattungen Olenus und Triarthrus (Fig. 165) an.

3. Conocoryphe (Fam. Olenidae, Unterfam. Conocoryphinae). Im unteren und mittleren Kambrium von Europa und Nordamerika ist diese Gattung, die zu den blinden Typen gehört, sehr häufig. Das kleine Pygidium läßt die ehemalige Zusammensetzung aus mehreren Segmenten erkennen, der Rumpf umfaßt 14—16 Segmente (Fig. 166).

4. Trinucleus (Fam. Trinucleidae). Kopfschild beiderseits in je ein großes Seitenhorn ausgezogen. Rumpf sehr kurz, nur 5—6 Segmente umfassend. In der Jugend mit kleinen Augen, im erwachsenen Zustand meist völlig erblindet. Bezeichnend für das untere Silur Europas und Nordamerikas (Fig. 152).

5. Phillipsia (Fam. Proetidae). Eine der letzten Formen des Trilobitenstammes, die ohne wesentliche Formveränderungen vom Karbon bis in das Perm reicht und aus dieser Formation von Sizilien, Ostindien und Nordamerika bekannt ist (Fig. 167). Das Pygidium ist durch die Einbeziehung zahlreicher neuer Segmentanlagen am Vorderrande, deren Grenzen noch deutlich erkennbar sind, sehr groß geworden. Die allmähliche Zunahme der Zahl der Rumpfsegmente im Laufe der ontogenetischen Entwicklung ist übrigens auch bei der Olenidengattung Arethusina (Silur und Devon), bei der das Pygidium noch sehr klein ist, zweifellos festgestellt worden.

6. Aeglina (Fam. Asaphidae). Das auffallendste Merkmal dieser untersilurischen Gattung sind die enorm vergrößerten Augen, die auf der Ventralseite zusammenstoßen können (Fig. 153). Das Tier dürfte ein Rückenschwimmer gewesen sein (vgl. oben S. 117). Die derselben Familie angehörende Gattung Asaphus hat zuweilen gestielte Augen

Fig. 164. Entwicklungsstufen des Trilobiten Sao hirsuta Barr., aus dem Mittelkambrium von Tejschowitz in Böhmen. — a: 0,6 mm, b: 0,75 mm, c und d: 1,6 mm, e: 3 mm, f: 6,5 mm lang. (Nach *J. Barrande.*)

(Fig. 159); die Panzer von Asaphus werden häufig im eingerollten Zustande angetroffen. Asaphus war eine benthonische Type, die im Untersilur weit verbreitet war.

7. Illaenus (Fam. Illaenidae). Bezeichnend für diese Gattung ist das einheitliche Pygidium, dessen vorderer Teil zwar auch aus den hinteren Rumpftergiten besteht, aber keine Spuren einer ehemaligen Segmentierung mehr zeigt. Auch der halbkreisförmige Kopfschild zeigt weitgehende Verschmelzungen (Fig. 161, 162). Aus dem Silur. Einige Arten sind blind.

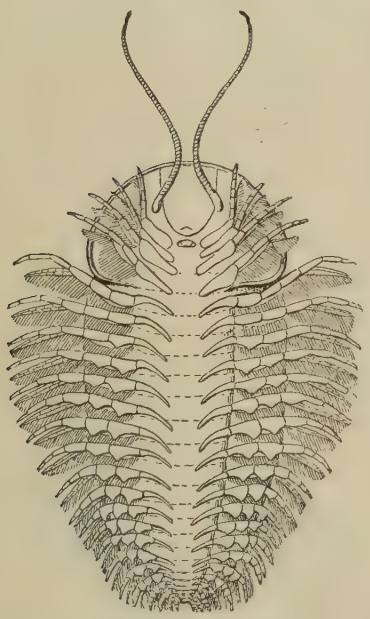


Fig. 165. Triarthrus Becki Green, aus dem unteren Silur von New York. — Rekonstruktion der Unterseite mit Gliedmaßen und Antennen. (Nach *Ch. Beecher.*)

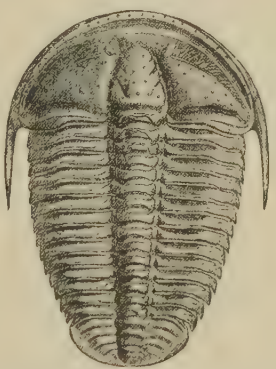


Fig. 166. Conocoryphe Sulzeri Schloth., aus dem mittleren Kambrium von Ginetz in Böhmen, in nat. Gr. (Nach *J. Barrande.*)

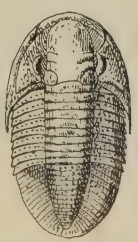


Fig. 167. Phillipsia gemmulifera Phill., aus dem Unterkarbon Irlands. Etwa ½ nat. Gr. (Nach *H. Woodward*, umgezeichnet.)

8. Bronteus (Fam. Bronteidae). Das Pygidium dieser eigenartigen Type ist sehr groß und fällt durch fächerförmig angeordnete, von der Rhachis ausstrahlende tiefe Furchen auf (Fig. 157). Die Gattung ist der einzige Vertreter der Familie und ist vom unteren Silur bis zum oberen Devon bekannt.

9. Acidaspis (Fam. Acidaspidae). Bezeichnend für diese Gattung sowie für alle Angehörigen der Familie ist der Besitz von langen Stacheln, die teils vom Kopfschild, teils von den Seitenrändern der Rumpfsegmente,

teils vom Hinterrande des Pygidiums entspringen; außerdem steht oft am Hinterrande des Kopfschildes ein großes, im Innern hohles, nach hinten gerichtetes Paar von Stacheln. Die Tiere vermochten sich trotz des Stachelkleides vollständig einzurollen und waren durch die Stacheln wirksam vor Angriffen geschützt (Fig. 156). Eigentümliche Körperformen weisen die an die Larve von Nephrops norvegicus L. erinnernden Gattungen Deiphon (Fig. 168) und Staurocephalus (Fig. 169) auf, die in der Familie der Cheiruridae zusammengefaßt werden. Die Familie der Lichadiden ist hier anzuschließen (z. B. Lichas, Fig. 158).

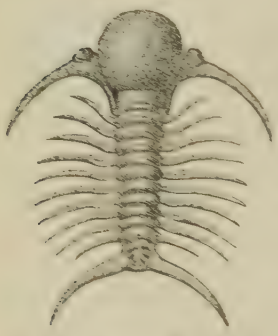


Fig. 168. Deiphon Forbesi, aus dem Untersilur Böhmens. (Nach *M. Neumayr.*)

Fig. 169. Staurocephalus Murchisoni, aus dem Obersilur Englands. (Nach *M. Neumayr.*)

10. Dalmania (Fam. Phacopidae). Das Pygidium dieser im Silur weit verbreiteten und häufigen Gattung ist in der Mittellinie zu einem langen Stachel ausgezogen (Fig. 170), der in ähnlicher Weise wie der Schwanzstachel (Telson) von Limulus dem Tiere ein rasches Eingraben in den Bodenschlamm ermöglicht haben dürfte. Die derselben Familie angehörende Gattung Phacops (Fig. 171) ist häufig im eingerollten Zustande in obersilurischen und devonischen Ablagerungen anzutreffen.

Fig. 170. Dalmania socialis Barr., Typus, aus Untersilur; Dorsalschild bei Beraun in Böhmen. (Nach *J. Barrande.*)

11. Agnostus (Fam. Agnostidae). Die häufigste Art ist A. pisiformis aus dem oberen Kambrium Schwedens; ihr schließen sich zahlreiche andere Arten aus dem mittleren und oberen Kambrium an, die verschiedenen Gattungen eingereiht worden sind. Die letzten Vertreter dieser hochspezialisierten Familie kennen wir aus dem unteren Silur. Für alle Agnostiden ist die stark verringerte Zahl der Rumpfsegmente (drei, meistens nur zwei) bezeichnend; die Tiere waren blind. Die Körperlänge der häufig in großen Mengen auf den Schichtflächen nebeneinander liegenden Panzer beträgt oft nur 1 cm (Fig. 155).

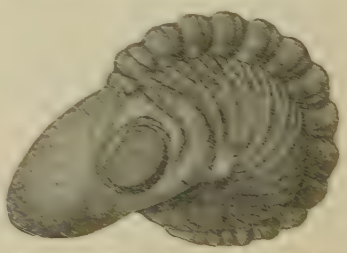


Fig. 171. Phacops [illegible] aus dem [illegible] Böhmens, in [illegible] Stellung von der Seite gesehen. Nat. Gr. (Nach *J. Barrande.*)

Zweite Klasse: Arachnomorpha.

Die durch die Skorpione, Pseudoskorpione, Geißelskorpione (Pedipalpa), Spinnen (Araneida), Milben (Acarina) und den Molukkenkrebs (Limulus) gekennzeichnete Gruppe der Arthropoden, die man als Arachno-

morpha zusammenfaßt, ist sehr alt, und ihre Entstehung aus landbewohnenden Arthropoden ist wahrscheinlich noch im frühen Paläozoikum vor sich gegangen. Neue Untersuchungen von J. Versluys und R. Demoll (1922) haben die Gewißheit darüber gebracht, daß die

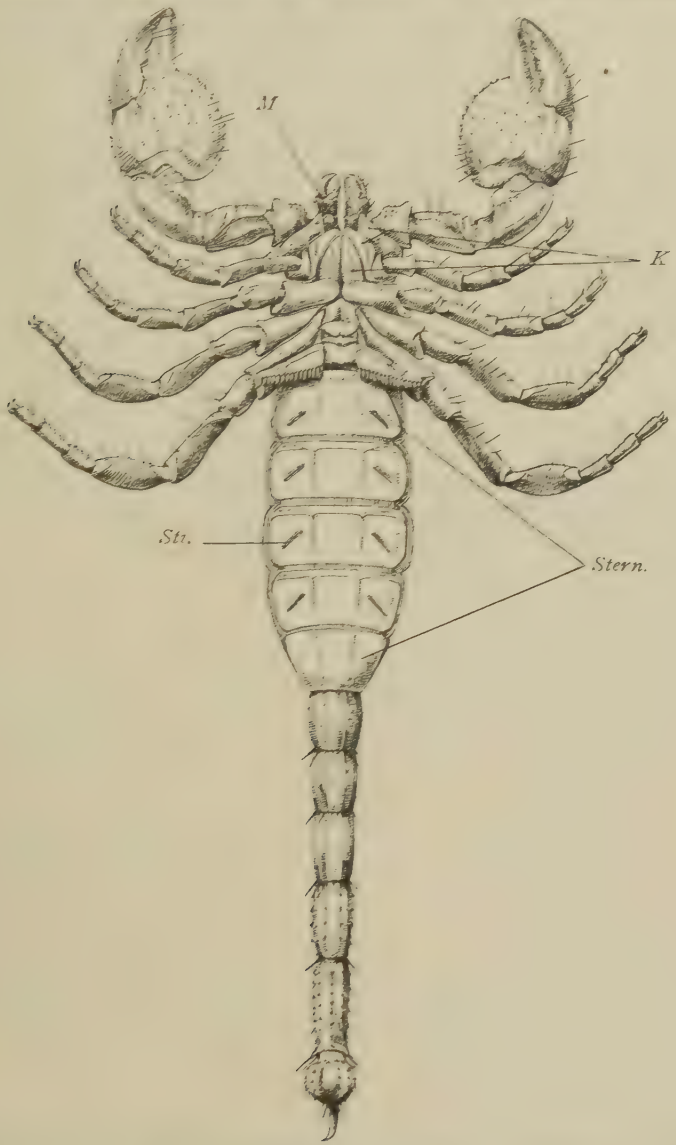


Fig. 172. Bauchansicht eines Skorpions (Pandinus). — *M* = Mund, *K* = Kauplatten, *Sti.* = Stigmen, *Stern.* = Sternite. (Nach *J. Versluys* und *R. Demoll.*)

Arachnomorpha einen von den Crustacea scharf geschiedenen Stamm der Arthropoden darstellen.

Bereits im Paläozoikum treten uns die ersten Vertreter der noch heute weit verbreiteten Skorpione entgegen: Palaeophonus im Obersilur Gotlands und Schottlands und Proscorpius im Obersilur von New York. Während jedoch die lebenden, landbewohnenden Skorpione wohlent-

wickelte „Buchtracheen" mit auf der Ventralseite des Abdomens gelegenen vier Paaren Atemöffnungen (Stigmen) besitzen (Fig. 172). fehlen diese für die Luftatmung eingerichteten Atemöffnungen bei dem obersilurischen Palaeophonus (Fig. 173 A); hier sind allem Anscheine nach die Atemapparate zu Kiemen umgebildet worden, die unter dem Hinterrande der Sternite (S_4, S_5, S_6, S_7) zu liegen kamen und daher unsichtbar sind.

Schon dieses Merkmal spricht dafür, daß wir in Palaeophonus einen sekundär an das Wasserleben angepaßten Skorpion zu erblicken haben. Dies erfährt eine weitere Stütze durch das Verhalten der Augen bei den obersilurischen Skorpioniden. Palaeophonus ist gänzlich augenlos und daher zweifellos blind gewesen; das Linsenauge (Hauptauge) der Skorpione ist ja unter Wasser wertlos, da das von der Linse entworfene Bild infolge der geringen Brechung zwischen Wasser und Linse weit hinter die Retina fallen würde. Dagegen werden Facettenaugen durch das Leben im Wasser nicht wesentlich in ihrer Funktion beeinträchtigt und daher trat bei Proscorpius Osborni (Fig. 173 B) eine Vervollkommnung der Nebenaugen (Ocellen) ein: neben einer lateralen Gruppe von vier dicht aneinandergereihten Ocellen jederseits nahe der vorderen Außenecke des Cephalothorax steht nahe dem Hinterrand des-

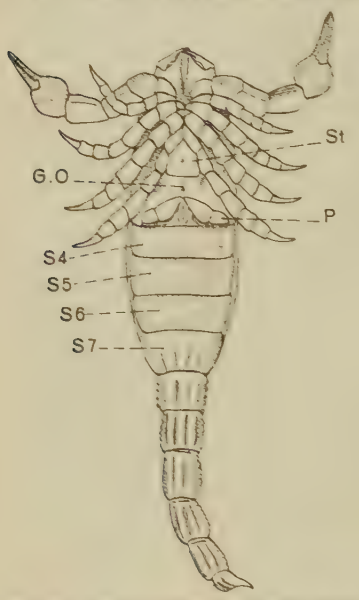


Fig. 173 A. Rekonstruktion von Palaeophonus Hunteri, 2mal vergr. Obersilur Schottlands. (Nach *R. I. Pocock.*) — *St* = Sternum, *P* = Pectines, *G.O* = Genitalöffnung, S_4–S_7 = Sternite 4–7.

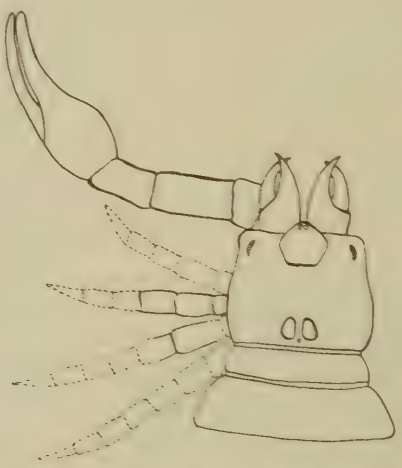


Fig. 173 B. Rekonstruktion des Cephalothorax von Proscorpius Osborni aus dem Obersilur von Oneida im Staate New York. (Nach *J. M. Clarke* und *R. Ruedemann.*)

selben in der Medianlinie ein Ocellenpaar und am Vorderrande, auf einer Erhöhung, ein weiteres. Es bildete sich also bei Proscorpius eine von den terrestrischen Skorpionen abweichende Art des Sehens aus.

Die Beine von Palaeophonus umstehen in einer Anordnung den Mund (Fig. 173 A), wie dies bei einem rezenten Skorpion (Fig. 172) nicht der Fall ist; ferner fehlt die bezeichnende Biegung zwischen den Beingliedern, und die Beine enden nicht mit feinen Doppelkrallen, sondern mit einer einzigen, großen Kralle. Auch diese Merkmale sprechen für eine aquatische Lebensweise der ältesten bekannten Skorpione; dazu kommt, daß sie in marinen Schichten, in relativ guter Erhaltung,

und ohne jede Begleitung von sicheren Landtieren oder Landpflanzen gefunden worden sind.

Es ist kein Grund für die Annahme vorhanden, daß die heute lebenden Skorpione als die Nachkommen mariner Skorpione des älteren

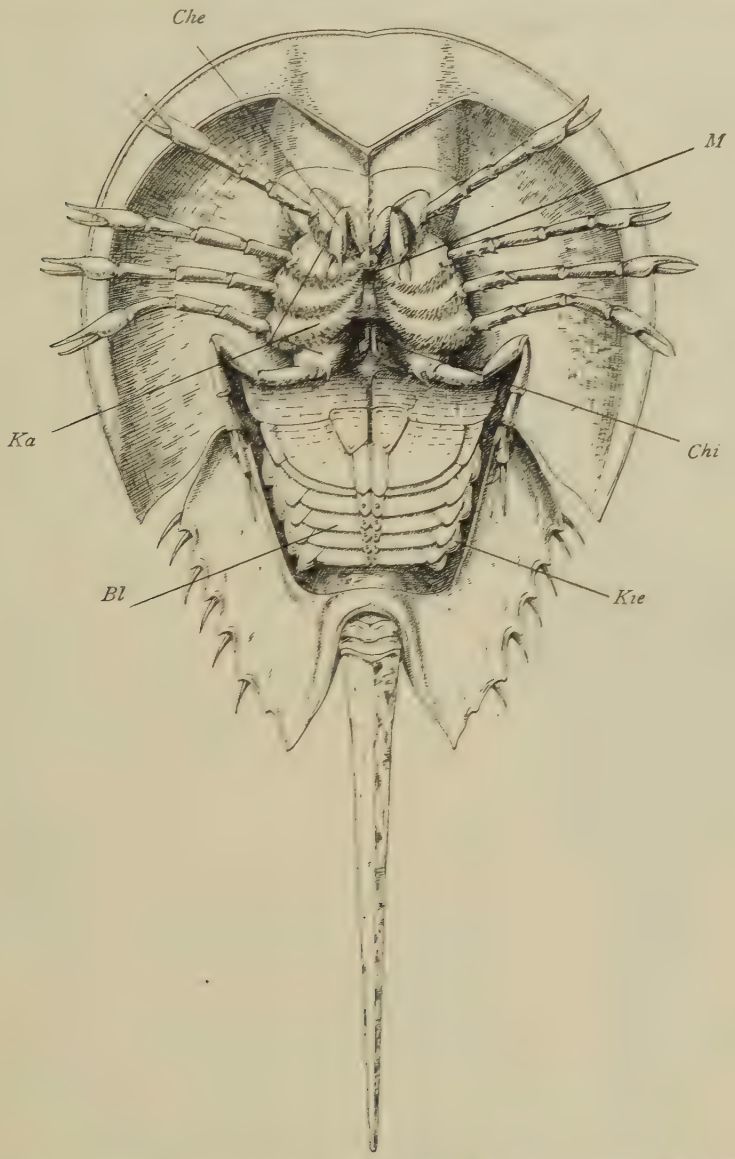


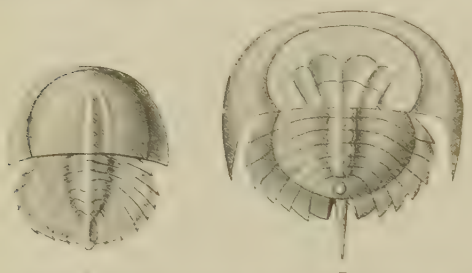
Fig. 174. Ventralansicht von Limulus polyphemus (1/2 nat. Gr. (Nach J. Versluys.) *Bl* = Blattfüße. *Che* = Cheliceren, *Chi* = Chilaria, *Ka* = Kauplatten, *Kie* = Kiemen, *M* = Mundöffnung.

Paläozoikums anzusehen sind; die stammesgeschichtliche große Bedeutung von Palaeophonus und Proscorpius liegt jedoch darin, daß sie zu der Ahnengruppe gehören, aus der die Gigantostraken und Xiphosuren hervorgegangen sind, die zusammen die Gruppe der Merostomata bilden. Die Entstehung der Skorpione ist aber zweifellos auf dem Fest-

lande und nicht im Wasser erfolgt, so daß die marinen Formen des Obersilurs nur einem Seitenzweige angehören.

1. Unterklasse: Merostomata.

I. Allgemeine Organisation. Man hat in früherer Zeit die Merostomen, deren Blütezeit in das ältere Paläozoikum fällt, während sich nur eine einzige Gattung, Limulus („Molukkenkrebs"), bis zur Gegenwart gerettet hat, kurzweg als „Riesenkrebse" bezeichnet. Seitdem man über die Stellung von Limulus Klarheit gewonnen und erkannt hat, daß er zwar mit den Skorpionen und Spinnen engere verwandtschaftliche Beziehungen besitzt, aber nicht den Crustaceen im engeren Sinne zugerechnet werden darf, ist mit Limulus (Fig. 174) sowohl die ihm nahestehende Gruppe der engeren Verwandten aus dem Paläozoikum (z. B. Bunodes aus der Steinkohlenformation und Bellinurus aus dem Obersilur) als auch die den Schwertschwänzen oder Xiphosuren nahestehende Gruppe der Gigantostraken in die Nähe der Skorpione und Spinnen gestellt worden.



A B

Fig. 175. A: Larve des rezenten Limulus, stark vergr. (nach *Dohrn.*) — B: Prestwichia rotunda, aus dem Karbon Englands. (Nach *H. Woodward.*)

Der lebende Limulus zeigt im Larvenzustande (Fig. 175 A) eine Anordnung der Panzerabschnitte, wie wir sie schon bei den Trilobiten kennengelernt haben; einem großen Kopfschild (bei Limulus als Kopfbrustschild oder Cephalothorax bezeichnet) schließt sich ein aus sieben Segmenten bestehender Thorax (bei Limulus als Abdomen bezeichnet) sowie ein Schwanzstachel oder Pygidium (bei Limulus „Telson" genannt) an. Auch die Scheidung eines medianen Spindelabschnittes oder der Rhachis, wie wir sie bei den Trilobiten finden, von den Seitenteilen oder Pleuren ist bei Limulus in der gleichen Ausbildung zu beobachten.

Fig. 176 A. Bunodes lunula Eichw., aus dem Obersilur der Insel Ösel; Körperlänge 5 cm. (Nach *F. Schmidt.*)

Fig. 176 B. Bellinurus Regnae Baily. — Oberkarbon Irlands. — Körperlänge 30 mm. (Rekonstruktion mit Benützung der Abbildung von *H. Woodward.*)

Diesen mehr oder weniger rein äußerlichen Merkmalen, welche die Schwertschwänze den Trilobiten zu nähern scheinen, stehen jedoch wichtige Spezialisationsunterschiede der Extremitäten und der Mundregion bei Limulus gegenüber. Die Mundöffnung ist vorn nicht von einem Hypostom begrenzt wie bei den Trilo-

biten, steht auch nicht quer und so weit vorn wie bei ihnen, sondern ist weit nach hinten geschoben und öffnet sich als eine mediane Spalte zwischen den zu Kauladen umgeformten Basen der sechs kräftigen, an den Enden zu Scheren spezialisierten Grabbeine; das Hinterende der Mundöffnung wird durch zwei kleine Lappen (Chilarien) verschlossen. Das vorderste Fußpaar steht unmittelbar vor der Mundöffnung und ist zu kleinen Greifscheren umgestaltet, die den Cheliceren der Skorpione und Spinnen entsprechen, während Antennen, wie sie die Trilobiten besaßen, fehlen. Hinter dem Munde beginnt die Region der zu Blättern umgestalteten fünf Abdominalfüße, deren vorderstes Paar als Deckel der folgenden dient.

Vergleichende Untersuchungen über den feineren Bau der facettierten Seitenaugen, zu denen noch in der Mitte des Kopfschildes zwei kleine Stirnaugen treten, sowie ein Vergleich der inneren Organe von

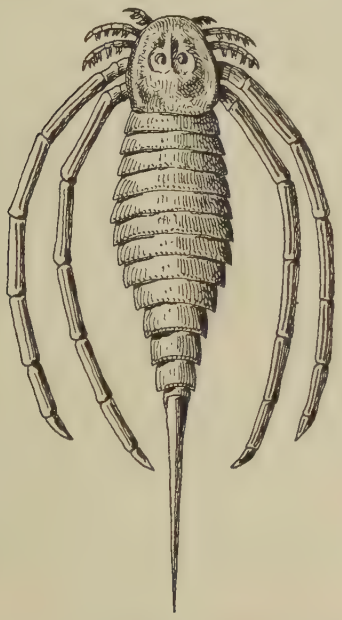


Fig. 177 A. Rekonstruktion von Stylonurus lacoanus Clayp., aus dem Oberdevon Pennsylvaniens. Körperlänge etwa 150 cm. (Nach *C. H. Beecher.*)

Fig. 177 B. Rekonstruktion von Pterygotus anglicus Ag., aus dem Devon Schottlands. — Körperlänge etwa 1,80 m. (Nach *H. Woodward.*)

Limulus mit jenen der Skorpione und Spinnen haben engere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den genannten Gruppen erwiesen. In welcher Weise die Merostomen und die übrigen Arachnomorpha mit den Trilobiten zusammenhängen, ist jedoch bisher eine noch offene Frage geblieben.

I. Ordnung: Xiphosura. Die ältesten Schwertschwänze sind aus dem Silur bekannt. Bei der blinden Gattung Bunodes aus dem Obersilur der Insel Ösel (Fig. 176 A) weist der Rumpf eine Gliederung in sechs Segmente, das Abdomen eine Gliederung in drei Segmente auf. Bellinurus (Fig. 176 B) aus dem oberen Old Red Sandstone Schottlands (Oberdevon) und aus dem Karbon zeigt bereits in einigen wesentlichen Merkmalen die Charaktere des lebenden Limulus, unterscheidet sich aber von ihm durch den Besitz deutlicher Segmentgrenzen des Abdominalabschnittes, sowie durch das Auftreten einer trilobiten-

artigen Rhachis. Die kleine, breitkörperige Gattung Prestwichia aus dem Karbon und Perm (Fig. 175 B) ähnelt der Larve des lebenden Limulus (Fig. 175 A), dessen älteste Arten bereits in der Trias auftreten und durch die karbonische Gattung Protolimulus mit den älteren Xiphosuren genetisch enge verbunden erscheinen.

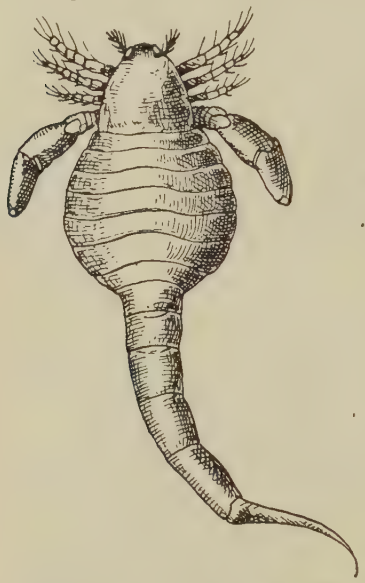


Fig. 178 A. Rekonstruktion von Eusarcus scorpionis Grote et Pitt, aus dem Obersilur Nordamerikas. (Nach *J. M. Clarke* und *R. Ruedemann*.)

Die Xiphosuren stammen ebenso wie die mit ihnen nahe verwandten Gigantostraken von marinen Skorpionen des Altpaläozoikums ab; ihre Reste sind jedoch nicht allein in marinen Schichten, sondern auch in brackischen, ja selbst in Süßwasserbildungen gefunden worden. Die Xiphosuren waren jedoch nicht imstande, sich außerhalb des Meeres dauernd zu behaupten; der marine Limulus ist als ihr einziger lebender Vertreter übriggeblieben.

II. Ordnung: Gigantostraca. Die „Riesenkrebse" tragen ihren Namen nach einzelnen auffallend großen Arten, die, wie z. B. Stylonurus lacoanus, 1,50 m Körperlänge erreichten (Fig. 177 A) oder, wie z. B. Pterygotus anglicus, sogar bis 1,80 m lang wurden (Fig. 177 B) und damit die größten bekannten Arthropoden darstellen. Dagegen sind andere Arten wie der im Obersilur der Insel Ösel häufige Eurypterus Fischeri (Fig. 179) relativ klein (20 cm).

Die Gigantostraken haben mit den Skorpionen die Grundzüge der Körpergliederung gemeinsam und weisen auch in ihrem Gliedmaßenbaue sehr ähnliche Verhältnisse auf. Der ungegliederte Cephalothorax trägt sechs Paare von Füßen, die in ähnlicher Weise wie bei Palaeophonus (Fig. 173 A) den Mund umgeben; das vorderste Paar (die Chilarien) ist klein (nur bei Erettopterus groß), dreigliedrig und trägt Scheren;

Fig. 178 B. Schematischer vertikaler Längsschnitt durch den Cephalothorax und das Abdomen eines Gigantostraken. Zeigt die Lage der fünf Blattfüße und versucht die Ausdehnung der zarten Chitinhaut anzugeben, die die Blattfüße verbindet und ihre Hinterfläche bekleidet. 1—7 = Tergite der präabdominalen Segmente, $7v$ = Sternit des letzten präabdominalen Segments, *I*—*V* = die fünf Blattfüße, c = Rückenschild des Cephalothorax, m = Metastoma; die seitlich von der Medianebene liegenden Kiemen als Kämme angedeutet. (Nach *J. Versluys*.

die Gliedmaßen des zweiten Paares (die Pedipalpen), die bei den Skorpionen große und starke Scheren tragen (Fig. 172), sind nur bei Pterygotus (Fig. 177 B) zu einem Scherenpaar ausgebildet, erscheinen aber bei den übrigen Gigantostraken als scherenlose Gehfüße. Das Metastom (Fig. 179 m) entspricht wahrscheinlich dem Sternum der Skorpione, ist aber im Vergleiche zu diesen als reduziert anzusehen; die Ursache

dieser Reduktion ist die Verschiebung der Mundöffnung nach hinten und die Ausbildung von Kauplatten an allen Beinen, die bei den Skorpionen nur am 3. und 4. Beinpaar als Abschluß der noch weiter vorne gelegenen Mundöffnung zu beobachten ist.

Sowohl bei den Skorpionen wie bei den Gigantostraken folgt dem Cephalothorax ein Abdomen mit 12 Segmenten, die in der Dorsalansicht deutlich zu sehen sind; daran schließt sich ein postanaler Telson an (Fig. 179 *t*). Im Abdomen wird wie bei den Skorpionen ein Präabdomen von 7 Segmenten und ein schmäleres, besonders bei Eusarcus (Fig. 178 A) deutlich abgesetztes Postabdomen mit 5 Segmenten unterschieden. Das 2. bis 6. Segment trägt auf der Unterseite je ein verdecktes Kiemenpaar, in das vom Hinterrande des Segmentes her das Atemwasser einströmen kann; die „Blattfüße" sind daher als die beweglich gewordenen Sternite der Skorpione (Fig. 178 B) zu betrachten und sie haben die Rolle der Atmungsorgane übernommen, während die Tracheen mit ihren Stigmen (Fig. 172 *sti*) verschwunden sind.

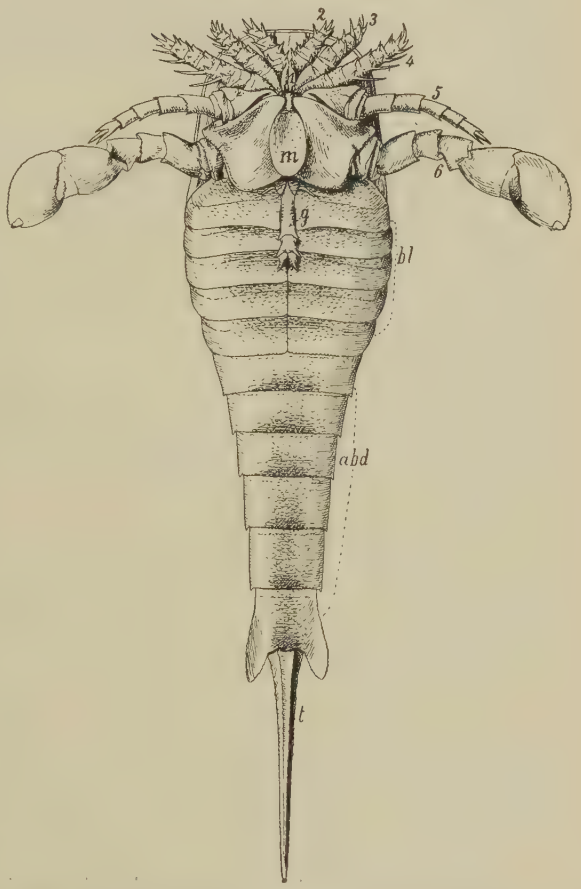


Fig. 179. Rekonstruktion von Eurypterus Fischeri Eichw., aus dem Obersilur der Insel Ösel; Körperlänge etwa 20 cm. Von der Ventralseite gesehen. — *abd* = die 5 hinteren Abdominalsegmente, *bl* = 5 Paar Blattfüße bzw. beweglich gewordene, an der Innenseite Kiemen tragende Sternite, *g* = Medianzipfel des Weibchens, *m* = Metastom, *t* = Telson (Schwanzstachel), 1 = präorale Schere, 2—5 = Gehfüße, 6 = Grabfuß. (Nach *Holm* aus *Stromers* Lehrbuch der Paläozoologie.)

Das Körperende wird vom Telson gebildet, der entweder als Stachel oder als Ruderplatte ausgebildet ist. Die primitivste Form des Gigantostrakentelsons wird jedoch von Eusarcus scorpionis (Fig. 178 A) repräsentiert, die in ihrer Form noch durchaus mit dem hakenförmigen Giftstachel der Skorpione übereinstimmt. Auch die schlanke und schmale Form des Postabdomens von Eusarcus hat noch die Skorpionidenmerkmale im wesentlichen bewahrt.

Das sechste, zu einer breiten Schaufel vergrößerte Fußpaar unter dem Cephalothorax hat meistens zum Eingraben in den Schlamm gedient (z. B. bei Eurypterus) und kann (bei Stylonurus, Fig. 177 A) ebenso wie das fünfte zu langen Scharrbeinen umgeformt sein; in anderen

Fällen hat es als Ruderflosse funktioniert (z. B. bei Pterygotus, Fig. 177 B). Derartige Spezialisationen sind bei den Xiphosuren nie beobachtet worden; dagegen treten bei den Gigantostraken niemals Scherenbildungen am 2.—5. Gliedmaßenpaar so wie bei Limulus auf, so daß die Spezialisation der Gliedmaßen in beiden Gruppen verschiedene Wege gegangen zu sein scheint. Der allgemeine Körpertypus von Pterygotus oder Erettopterus gleicht in auffallender Weise dem einer Seekuh, so daß wir eine ähnliche Bewegungsart, wie wir sie von den Sirenen kennen, auch für diese Gigantostraken annehmen dürfen.

Die ältesten Gigantostraken erscheinen im marinen Silur, finden sich aber von da ab auf brackische und Süßwasserbildungen beschränkt. Zu den letzten Vertretern des Stammes, der im unteren Perm erlischt, gehört der blinde Adelophthalmus.

Bei den grabenden benthonischen Typen, die durch einen spitzen Schwanzstachel gekennzeichnet sind, stehen die Augen auf der Oberseite des Kopfschildes oder fehlen, wie dies bei Schlammwühlern häufig der Fall ist, gänzlich (Bunodes, Adelophthalmus), während sie bei den mit breiten Schwanzflossen ausgestalteten Gattungen (z. B. Pterygotus) seitlich stehen, Erscheinungen, die wir ebenso bei den bodenbewohnenden Fischen einerseits und den freischwimmenden Fischen andererseits vorfinden und die L. Dollo gestattet haben, die Lebensweise der Gigantostraken zu ermitteln.

Man hat früher gemeint, daß schon im Kambrium primitive Merostomen auftreten und sogar für diese eine eigene Ordnung (Limulava) errichtet, aber neuere Untersuchungen von J. Versluys und R. Demoll (1922) haben die Unhaltbarkeit dieser Ansicht dargetan.

2. Unterklasse: Arachnoidea.

I. Geologisches Vorkommen. Die stammesgeschichtliche große Bedeutung der ältesten Skorpione (Palaeophonus und Proscorpius aus dem Obersilur, Fig. 173) für die Geschichte der Merostomata ist bereits gewürdigt worden; die jüngeren fossilen Skorpione sind dagegen keine marinen Formen wie jene des oberen Silurs, sondern terrestrische. Wir kennen Skorpione aus dem Karbon Nordamerikas und Europas und dann erst wieder aus dem Tertiär; hier hat der unteroligozäne Bernstein des Samlandes in Ostpreußen einen trefflich erhaltenen kleinen Skorpion (Tityus eogenus) überliefert, dessen nahe Verwandte noch heute leben.

Die terrestrischen, zum Teil hochspezialisierten Skorpione sind nicht etwa als die Nachkommen der altpaläozoischen marinen Formen zu betrachten, sondern die letzteren stellen zweifellos einen von terrestrischen, primitiven Urskorpionen abgezweigten Seitenast dar, der seinerzeit die Wurzel der Merostomen gebildet hat.

Die zweite Gruppe der Arachnoidea, die Pseudoscorpionida, kennen wir erst seit dem unteren Oligozän (Bernstein Ostpreußens). Auch diese Typen schließen sich eng an lebende Formen an.

Die dritte Gruppe, die der Pedipalpa oder Geißelskorpione, ist durch einige Arten aus dem Oberkarbon von Böhmen, England und Illinois bekannt, aus dem bereits echte Taranteln (Graeophonus anglicus aus dem Oberkarbon von Wales) vorliegen. Eine zweite Tarantulide kommt im ostpreußischen Bernstein vor.

Auch die echten Spinnen oder Araneida kennen wir seit dem Karbon; am häufigsten sind Angehörige der Gruppe der Weberspinnen

gefunden worden. Vielleicht sind einzelne oberkarbone Typen den Afterspinnen (Weberknechten) oder Opilioniden einzureihen, die in größerer Häufigkeit erst wieder im Bernstein auftreten.

Auch fossile Milben (Acarina) sind seit dem Tertiär bekannt, wo Angehörige fast aller heute lebenden Familien gefunden worden sind. Vielleicht sind Gallenbildungen an fossilen Blättern aus tertiären Braunkohlen Deutschlands von Milben verursacht worden.

Dritte Klasse: Myriapoda.

Schon aus dem oberen Silur Schottlands liegen Reste von Tausendfüßern vor. Die fossilen Überreste verteilen sich auf die beiden scharf geschiedenen Gruppen der Chilopoda (gekennzeichnet durch die Scolopender mit drei Kieferpaaren, der Umformung des vordersten Beinpaares zu einem Paar Fanghaken, das in Verbindung mit Giftdrüsen steht, und dem Vorhandensein von nur einem Beinpaar an jedem Körpersegment; das letzte Beinpaar ist meist abweichend gestaltet und verlängert) und der Gruppe der Diplopoda (gekennzeichnet durch die Gattung Julus mit nur zwei Kieferfüßen, gleichgeformten Beinen, von denen je zwei Paare auf ein Körpersegment kommen, und dem Fehlen der breiten Bauchplatte zwischen den Ursprungsstellen der Beine auf der Unterseite der Segmente, von denen wahrscheinlich je zwei zu einem verwachsen sind).

Bis jetzt sind ungefähr 100 Arten fossiler Myriapoden bekannt, von denen etwa 80 den Diplopoden zuzurechnen sind. Die älteste Gattung ist Archidesmus aus dem Obersilur und Unterdevon; im Karbon treten Formen (z. B. Pleurojulus) auf, die sich enge an die durch den lebenden Julus vertretene Familie der Juliden anschließen. Die Scolopenderartigen Tausendfüßer erscheinen zuerst in Ablagerungen der Steinkohlenformation, die Gattung Scolopendra selbst ist aber erst seit dem Oligozän (Bernstein Ostpreußens) bekannt. Für die Stammesgeschichte der Myriapoden sind die fossilen Reste bedeutungslos; jedenfalls gehört diese Klasse zu den ältesten Zweigen des Arthropodenstammes.

Vierte Klasse: Insecta.

Obwohl die Erhaltungsbedingungen für so zarte Tierkörper, wie es die meisten Insekten sind, sehr ungünstig erscheinen und wir deshalb kaum erwarten durften, über ihre Vorgeschichte weitgehende Aufschlüsse zu erhalten, so sind doch in den verschiedenen Formationen seit dem oberen Karbon zahlreiche Funde von fossilen Insekten gemacht worden, die uns heute bereits einen ziemlich klaren Einblick in ihre Vorgeschichte gestatten. Die Zahl der fossilen Insektenarten ist in Anbetracht der ungünstigen Erhaltungsmöglichkeiten eine sehr große und umfaßt bis jetzt nach Handlirsch ungefähr 12000 Arten, also eine Ziffer, die ein Streiflicht auf die Berechtigung des so oft gedankenlos nachgesagten Schlagwortes von der „Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung“ zu werfen geeignet ist. Unter diesen nehmen freilich die tertiären Arten die Hauptmasse (mit etwa 6000 Arten) ein, von denen wieder die Mehrzahl aus dem für die Erhaltung der Insekten besonders günstigen oligozänen Bernstein des ostpreußischen Samlandes bekannt ist. Zahlreiche Arten sind aus den feinkörnigen lithographischen Schiefern der oberen Juraformation Bayerns bekannt geworden, andere aus Schiefern und Tonen, aber stets ist für die Erhaltung von Abdrücken (denn um

diese handelt es sich in der Mehrzahl der Fälle) ein feinkörniges Gestein erforderlich, da in grobklastischen Gesteinen die zarten Insektenleiber keine Abdrücke hinterlassen können.

Während sich früher die paläozoologische Erforschung der Insekten auf eine Beschreibung und Benennung der einzelnen Fossilreste beschränkte, und diese Art der Untersuchung kaum genügte, um einen Einblick in die stammesgeschichtliche Bedeutung der fossilen Insekten zu gewinnen, ist durch die monographische Bearbeitung der fossilen Insekten durch A. Handlirsch (1906—1908) eine Grundlage geschaffen worden, von der aus wir imstande sind, die Phylogenie der Insekten durch historische Dokumente zu stützen und auf diese Weise die früher ausschließlich auf die rezenten Formen aufgebaute Stammesgeschichte dieser Klasse entsprechend auszugestalten.

Die ältesten Insekten, die wir bis heute kennen, sind im unteren Oberkarbon gefunden worden. Sie gehören der Gruppe der Palaeo-

Fig. 180. Rekonstruktion einer Palaeodictyoptere (Stenodictya lobata Brgn.) aus dem Oberkarbon. $^2/_3$ nat. Gr. (Nach einer Originalzeichnung von *A. Handlirsch*.)

dictyoptera an, die im oberen Oberkarbon wieder verschwindet. Die Flügel dieser zum Teil sehr großen Formen (ihre Länge beträgt meist 50—67 mm) entsprechen im Bau des Geäders dem Typus, der von Comstock und Nedham auf Grundlage der ontogenetischen Untersuchungen an lebenden Insekten theoretisch erschlossen worden war. Beide Flügel waren nur in vertikaler Richtung beweglich, konnten also weder zurückgelegt noch zusammengefaltet werden, sondern wurden in der Ruhestellung in derselben Weise horizontal ausgebreitet gehalten, wie dies noch heute bei den Libellen der Fall ist. Das Flügelgeäder ist sehr einfach gestaltet und entbehrt der Kreuzungen und Verschmelzungen sowie der Queradern oder aller anderen höheren Spezialisationen des Geäders, wie wir es bei den höher entwickelten Insektengruppen antreffen. Zu diesen einfachen, primitiven Verhältnissen des Geäders kommen noch verschiedene andere Merkmale, die diesen Paläodicty-

opteren den tiefsten Stand in der Insektenreihe anweisen. Dazu gehören vor allem die auffallend gleichartige Segmentierung des Körpers, einfache, vielgliedrige Fühler, drei gleichgroße Schreitfußpaare mit wenig Tarsen, kauende Mundteile usw. Auf dem ersten Thorakalsegmente finden sich zu beiden Seiten des Körpers kurze flügelartige Anhänge und bei manchen Formen tragen auch noch die Abdominalsegmente derartige Seitenlappen, die in phylogenetischer Hinsicht von besonderer Wichtigkeit sind (Fig. 180).

Die lebenden Insekten lassen sich nach dem Grade der individuellen Verwandlung oder Metamorphose in zwei Gruppen teilen: 1. in Formen mit unvollkommener Metamorphose (Heterometabolie) und 2. in Formen mit vollkommener Metamorphose (Holometabolie). Nach Handlirsch waren alle bisher aus dem Paläozoikum bekannt gewordenen Insekten heterometabol und lebten amphibiotisch (die Larven im Wasser, wie z. B. die der Libellen). Heterometabole Formen der Gegenwart sind vorwiegend Bewohner von warmen Gegenden ohne ausgesprochenen Winter, während unter den holometabolen Insekten der Hauptteil die kälteren Gegenden bewohnt. Dieser Gegensatz steht im Einklang mit unseren Vorstellungen über die klimatischen Verhältnisse der Steinkohlenformation; da schon in der Triasformation holometabole Insekten auftreten und über die heterometabolen vorherrschen, so scheint dies im Zusammenhang mit den Klimaänderungen am Schlusse der paläozoischen Epoche (permische Eiszeit) zu stehen, die das Entstehen holometaboler Formen hervorriefen.

Fig. 181. Stephanoblatta Fayoli Leriche, aus dem Oberkarbon von Commentry, Frankreich, in nat. Gr. (Nach *M. Leriche.*)

Von heute noch lebenden Insektenordnungen ist im Karbon nur die Gruppe der Schaben oder Blattoidea gefunden worden, die durch zahlreiche Arten und Exemplare belegt erscheinen. Auffallend ist die Ähnlichkeit, die zwischen dem allgemeinen Habitus der Flügelform und des Flügelgeäders bei einigen oberkarbonen Blattoideen (z. B. Archimylacris) und den Fiedern gleichalteriger Farnwedel (z. B. Neuropteris) besteht (Fig. 181).

Andere oberkarbonische Insekten schließen sich zwar an rezente Ordnungen an (Orthopteren, Odonaten, Blattoideen, Ephemeroideen), unterscheiden sich aber von ihnen durch ursprünglichere Merkmale, so daß sie in die Gruppen der Protorthoptera, Protoblattoidea, Protodonata und Protephemeroidea zerlegt werden. Hierzu kommen die Mecasecoptera, aus denen später wahrscheinlich die mit den Panorpaten verwandten Formen entstanden sind, die Hapalopteroidea, die vermutlich die Ahnen der Perloiden bilden, und schließlich die Hadentomoiden, die Ahnen der Embioiden.

Im unteren Perm erscheint in Eugereon Boekingi, dem ältesten bisher bekannten Insekt mit „stechenden" Mundteilen, eine Ahnenform der Rhynchoten, die in die Gruppe der Protohemiptera eingereiht wurde (Fig. 182).

Unter diesen paläozoischen Typen hat sich das größte bisher bekannte Insekt, Meganeura Monyi, mit einer Flügelspannweite von 75 cm gefunden, das in die Ahnengruppe der Libellen (Odonaten) gehört.

Fig. 182. Rekonstruktion von Eugereon Boekingi Dohrn, aus dem Perm (Rotliegenden) von Birkenfeld in der Rheinprovinz, in etwa $^2/_3$ nat. Gr. (Nach einer Originalzeichnung von *A. Handlirsch*.)

Unter den mesozoischen Insekten ist der Gegensatz zwischen den fossilen und rezenten größeren Gruppen so gut wie verschwunden, da sich die fossilen Formen aus dieser Epoche unschwer den bestehenden

Fig. 183. Rekonstruktion von Kalligramma Haeckeli Walther, aus dem Tithon von Solnhofen in Bayern; Spannweite der Flügel 25,2 cm. (Nach einer Originalzeichnung von *A. Handlirsch*.)

Ordnungen, ja sogar den einzelnen Familien einordnen lassen. Durchaus sind aber die Gattungen noch verschieden; erst im Tertiär treten uns Arten entgegen, die zu rezenten Gattungen gehören.

Sehr auffallend ist der Gegensatz der Insektenfaunen des Lias und des Malm in Europa. Die Liasformen sind fast durchweg kleine, un-

scheinbare Tiere, deren Körpergröße kaum an die in der Gegenwart in denselben Breiten lebenden Verwandten heranreicht, während die Typen des Malm (wie z. B. Kalligramma Haeckeli, eine Florfliege aus dem Tithon von Solnhofen, mit 25,2 cm Spannweite der Flügel zeigt, Fig. 183), vorwiegend aus Riesenformen bestehen, wie sie heute für die tropischen Klimate bezeichnend sind; vielleicht hängt die Kleinheit der Liasinsekten, wie Handlirsch wahrscheinlich gemacht hat, mit klimatischen Faktoren zusammen.

Der goße Aufschwung der Insektenwelt, den uns die tertiären Insekten zur Schau stellen, hat wahrscheinlich schon in der Kreide eingesetzt, aus der wir leider fast keine fossilen Insekten kennen; es ist sehr wahrscheinlich, daß das Aufblühen der Insekten mit dem in die Kreidezeit fallenden Umschwung des Charakters der Landfloren zusammenhängt, welche in der mittleren Kreidezeit sich durchgreifend verändern, da in diese Zeit das Auftreten und die rasche Ausbreitung der Blütenpflanzen (Angiospermen) fallen. Die Insektenfauna des Oligozäns, von der uns der Bernstein einen, wenn auch unvollständigen, aber doch sehr wertvollen Ausschnitt überliefert hat, ist in den Grundzügen dieselbe wie die der Gegenwart, so daß die Entstehung der lebenden Familien und Gattungen der Hauptsache nach in einer älteren Zeit erfolgt sein muß.

Unterstamm: Mollusca.

Die Stämme der Mollusken, deren Trennung schon in sehr weit zurückliegenden Zeiten der Erdgeschichte erfolgt sein muß, bilden eine den übrigen großen Gruppen des Tierreiches geschlossen gegenüberstehende Einheit. Für alle Mollusken ist der Besitz eines weichen, ungegliederten Körpers bezeichnend, der von einer Hauptduplikatur, dem Mantel, eingeschlossen wird; zu den charakteristischen Erscheinungen gehört ferner der Besitz einer äußeren Schutzhülle oder Schale, die entweder einheitlich sein kann (bei den Scaphopoden, Gastropoden und Cephalopoden) oder in zahlreiche (8) gegeneinander verschiebbare Halbringe zerfällt wie bei den Amphineura oder in zwei gegeneinander in einem Scharniergelenk bewegliche Klappen zerlegt erscheint wie bei der überwiegenden Mehrzahl der Lamellibranchiaten (oder Bivalven). Von dieser Regel machen nur jene Formenreihen eine Ausnahme, bei denen das Außenskelett sekundär verloren gegangen oder zu einem Innenskelett geworden ist wie bei den meisten Dibranchiaten unter den Cephalopoden, wofür die Tintenfische ein Beispiel bilden.

Sehr klar tritt uns im Kreise der Mollusken die außerordentliche, ja entscheidende Bedeutung der Bewegungsfreiheit des Individuums für die stammesgeschichtliche Entwicklung und die Ausbildung zahlreicher verschiedener Körperformen entgegen, ein Umstand, der für die Eroberung neuer Lebensgebiete und den durch sie bedingten Formenreichtum die weitaus größte Rolle unter den Entwicklungsfaktoren spielt. Alle jene Stämme, deren Bewegungsfreiheit eine große ist und die sich daher an die verschiedensten Lebensweisen anzupassen vermögen, sind durch eine reiche Formenfülle gekennzeichnet, während sich die trägen, schwer beweglichen Typen durch ein starres Festhalten an den einmal eingeschlagenen Anpassungswegen unterscheiden. Wenn wir das Heer der Cephalopoden, bei denen wir die verschiedensten Aufenthaltsorte und Bewegungsarten im Bereiche der

verschiedenen Lebensräume des Meeres vorfinden, mit dem gleichfalls zahlreichen Heer der Muscheln und Schnecken vergleichen, so gibt uns dieser Vergleich ein Bild von dem überwältigenden Einflusse der gesteigerten Bewegungsfreiheit im Gegensatz zu der verminderten, da die Cephalopoden eine Fülle verschiedener Anpassungsformen, die schwerfälligen Mollusken dagegen vergleichsweise nur eine beschränkte Zahl umfassen. Dieselbe Erscheinung tritt uns ja auch bei anderen Gruppen der Wirbellosen entgegen, wo wir z. B. bei den Spongien und Cnidariern das eine, bei den Arthropoden das andere Extrem der Bewegungsfähigkeit und Bewegungsfreiheit vorfinden.

Die Mollusken gehen, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, auf den Trochophoratypus (vgl. S. 40) zurück. Von trochophoraartigen Ahnenformen führt einerseits ein Weg zu den ungegliederten Mollusken, anderseits zu den gegliederten Anneliden und Arthropoden; die Stammgruppe der Mollusken ist wahrscheinlich in niederen, wurmähnlichen Vorfahren zu suchen. Über diese Stufe der Molluskengeschichte vermag uns die Paläozoologie keinen Aufschluß zu geben. Die auf hypothetischem Wege erschlossene Urform der Mollusken, das „Prorhipidiglossum", wird von verschiedenen Forschern als eine unrichtige Abstraktion betrachtet; als sicher darf aber wohl angenommen werden, daß die Ahnen der Mollusken benthonische, kriechende Tiere gewesen sind und nicht pelagisch gelebt haben.

Der wichtigste Teil des Molluskenkörpers ist in der Regel der „Fuß", der als Kriechorgan funktioniert und eine „Konzentration der Körpermuskulatur" darstellt. Zu unterscheiden ist ferner bei den Mollusken mit Ausnahme der Muscheln der Kopf, Eingeweidesack und Mantel. Der Fuß ist kontraktil, meist auf der Unterseite, d. i. der Kriechfläche, abgeflacht und das wichtigste Bewegungsorgan; bei den Cephalopoden wird dagegen die Lokomotion entweder von den Armen bewerkstelligt, oder sie erfolgt durch Ausstoßendes Atemwassers aus dem „Trichter", wodurch das Tier nach rückwärts getrieben wird. Wenn Flossen ausgebildet sind, wie bei verschiedenen Dibranchiaten, so funktionieren sie teils als Ruderapparate, teils als Grabschaufeln, doch spielt diese Art der Lokomotion nur eine untergeordnete Rolle; auch die Fälle, in denen Mollusken (Lamellibranchiaten) durch Auf- und Zuklappen der beiden Schalenhälften zu schwimmen vermögen, wie die Kammuschel (Pecten), sind ganz vereinzelt.

Der Kopf trägt den Mund, die Fühler und Augen, fehlt aber den Lamellibranchiaten gänzlich; diese sind mit wenigen Ausnahmen, z. B. Miesmuscheln (Mytiliden) und Kammuscheln (Pectiniden) blind. Bei den Miesmuscheln stehen die Augen auf dem Vorderende des Körpers und sind daher wohl als homologe Bildungen wie die Augen der Gastropoden oder Cephalopoden zu betrachten, aber bei den Kammuscheln findet sich längs des ganzen Mantelrandes eine Reihe kompliziert gebauter Sehorgane, die als Neuerwerbungen anzusehen sind.

Der Mantel ist meist als eine blattartige Hautfalte entwickelt, der den Körper umschließt; zwischen Körper und Mantel befindet sich eine Art Tasche, die Mantelhöhle.

Die Schale ist eine Hautabsonderung, wird niemals gewechselt bzw. erneuert, und wächst durch Anlagerung fester, mit Kalksalzen imprägnierter Chitinschichten am Rande weiter. Bei den einzelnen Stämmen der Mollusken sind wichtige Unterschiede im Aufbaue der Schale festzustellen.

Auf die Einzelheiten des anatomischen Baues des Weichkörpers der Mollusken soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Die ursprüngliche Heimat der Mollusken ist wohl ohne Zweifel das Meer gewesen. Einzelne Stämme, wie die Klassen der Amphineuren, Scaphopoden und Cephalopoden haben das Meer niemals verlassen; die Lamellibranchiaten sind jedoch aus dem Meere auch in das Brackwasser und Süßwasser eingewandert; die Gastropoden endlich haben nicht nur dieselben Lebensgebiete wie die Muscheln erobert, sondern sind auch zu Landtieren geworden.

Die Mollusken konnten sich, da die Mehrzahl kalkige Schalen besitzt, in großen Mengen fossil erhalten, da sie auch in der geologischen Vorzeit in ungeheuren Scharen namentlich die Meere bevölkerten. Schalen fossiler Mollusken oder ihre Abdrücke und Steinkerne gehören daher zu den häufigsten Fossilfunden und spielen deshalb für den Geologen eine sehr wichtige Rolle, da sich unter ihnen viele „Leitfossilien" finden. Leider sind wir hinsichtlich der Beurteilung der systematischen und phylogenetischen Stellung der fossilen Mollusken fast ausschließlich auf Einzelheiten der Schale angewiesen, so daß die Unterscheidung der einzelnen Arten, Gattungen usw. fast zur Gänze auf äußeren Merkmalen beruht. Vielfach sind jene Merkmale, die wir heute als reine Anpassungsmerkmale zu erkennen vermögen, als morphologisch wichtige Kennzeichen betrachtet und zur Aufstellung von ganz unnatürlichen, weil nur durch Konvergenzen verbundenen und zum Teil gar nicht verwandten Gruppen verwendet worden, wofür die Systematik und Phylogenie der Muscheln ein Beispiel darbietet. Auch hier wird es jedoch möglich sein, durch die Anwendung der paläobiologischen Untersuchungsmethoden manche einstweilen noch dunklen Probleme aufzuhellen, wenngleich wir nicht hoffen dürfen, ähnliche Erfolge wie in anderen Gruppen des Tierreiches zu erzielen, bei denen die fossil erhaltenen Skelette einen genaueren Einblick in die Gesamtorganisation des Körpers gestatten.

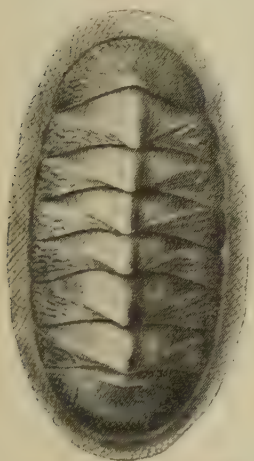


Fig. 184. Käferschnecke (Chiton), von der Oberseite gesehen. (Nach *J. E. V. Boas.*)

a b

Fig. 185 u. 186.

Fig. 185. Helminthochiton priscus Münst., Unterkarbon Belgiens. Fig. 186. Hintere Endplatte des Panzers mit kleinen Gelenken am Vorderrande, a von oben, b von der Seite. (Nach *de Koninck.*)

Klasse: Amphineura.

Geben uns auch die fossilen Reste dieser Klasse keinen Aufschluß über die Herkunft dieser sehr alten Gruppe der Mollusken, so haben sie doch auf die Geschichte der mit acht Rückenplatten gepanzerten Polyplacophora (die nur mit Kalkstacheln gepanzerten Solenogastres sind fossil unbekannt) einiges Licht geworfen.

Die streng symmetrisch gebauten Käferschnecken oder Chitonen leben in der Brandungs- und Laminarienzone des Meeres und heften sich mit der breiten Grundfläche ihres Fußes an Steinen an Fig. 184).

Die gegeneinander beweglichen Kalkplatten bilden einen unter den Mollusken einzig dastehenden segmentierten Panzer; die einzelnen Segmente besitzen jederseits einen Gelenkfortsatz, der von der vorhergehenden Platte überlagert wird; die Platten decken sich dachziegelförmig, der Hinterrand der vorderen legt sich über den Vorderrand der hinteren (Fig. 185). Diese Platten werden seitlich von einem Randsaume eingefaßt; sie werden von einer Kalkschichte, dem Articulamentum, gebildet, das von einer chitinösen und nur teilweise kalkigen, daher nicht fossilisationsfähigen Schichte, dem Tegmentum, überlagert.

Seit dem Untersilur haben sich die Polyplacophoren, soweit dies die Anordnung, Form, Zahl und Skulptur des Panzers betrifft, nicht wesentlich verändert; schon im Untersilur besteht der Panzer aus acht Segmenten. Differenzierungen sind im Laufe der Stammesgeschichte der Amphineuren nur in der Gestalt der äußeren Hafträndер (Insertionsplatten) der Panzersegmente zu beobachten, die allen paläozoischen Placophoren fehlen, die daher als Eoplacophora den höher spezialisierten Gruppen (Mesoplacophora mit ungekerbten, aber geschlitzten Hafträndern und Teleoplacophora mit gekerbten und geschlitzten Hafträndern) gegenübergestellt werden; es scheint sich hier um Entwicklungsstufen der Polyplacophora zu handeln, die nicht zur Unterscheidung von „Ordnungen“ u. dgl. verwertet werden dürfen.

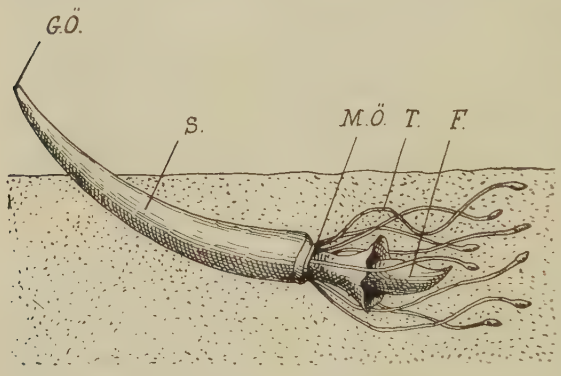


Fig. 187. Dentalium entale L., im Meeresgrunde bohrend. (Nach *E. v. Martens.*) – *S.* = Schale, *G. Ö.* = Genitalöffnung, *M. Ö.* = Mundöffnung, *T.* = Tentakel, *F.* = Fuß.

Klasse: Scaphopoda.

Die Scaphopoden oder Grabfüßler bilden eine formen- und artenarme Gruppe der Mollusken, die eine grabende Lebensweise im Meeresschlamm oder im Meeressand führt. Der hornartig gekrümmte, schlanke Körper wird von einer Schale umhüllt, deren Gestalt an die eines Elefantenstoßzahns erinnert, weshalb auch diese Mollusken „Elefantenzähne“ genannt werden; die Schale ist an beiden Seiten offen, das weitere Ende ist das Kopfende. Die Tiere leben, mit dem Kopf nach unten eingegraben, im Meeresboden, in den sie sich mit dem keilförmigen Fuß einwühlen; die Mundöffnung wird von einem Tentakelkranz umrahmt, der die Nahrungszufuhr bewerkstelligt. Da Kiemen fehlen, fällt der ganzen Körperoberfläche die Aufgabe der Respiration zu.

Als Beispiel kann die noch lebende Gattung Dentalium (Fig. 187) gelten, die in einzelnen Schichten (z. B. im deutschen Muschelkalk und

in den miozänen Pleurotomentonen von Baden und Vöslau bei Wien) in großen Mengen auftritt. Dentalien sind schon aus dem Silur bekannt. Die Schalen sind entweder glatt oder längsgestreift oder (selten) quergestreift. Für die Stammesgeschichte der Gruppe sind die fossilen Reste bedeutungslos.

Klasse: Lamellibranchiata.

I. Körper. Der Körper der Muscheln besteht der Hauptsache nach aus dem verhältnismäßig umfangreichen Fuß und dem Mantel, von dessen Außenfläche die beiden Teile der Schale (Klappen) abgeschieden werden. In der Regel wird der ganze Körper von den Schalen umschlossen, doch klaffen in einzelnen Fällen wie z. B. bei den „Klaffmuscheln" (z. B. Mya) die Schalen am Hinterende ziemlich weit auseinander, um Fortsätzen des Körpers den Austritt zu gestatten (Fig. 188).

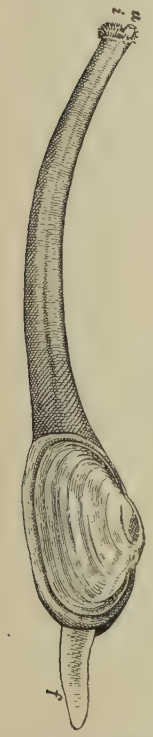


Fig. 188. Mya arenaria L., in ihrer normalen Stellung: das Tier lebt tief im Sande vergraben und nur das obere Ende der Siphonen liegt frei. *f* = Fuß, *i* = Atemröhre, *u* = Kloakenröhre. (Nach *Meyer* und *Moebius*.)

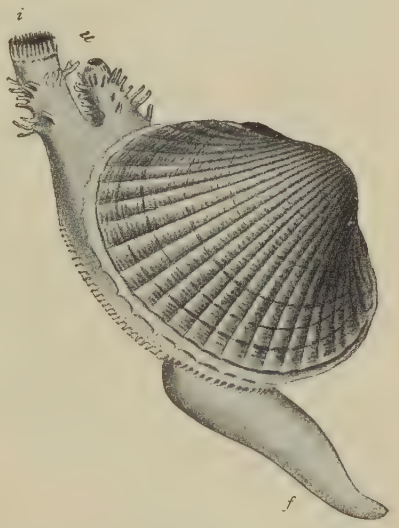


Fig. 189. Cardium edule L. (nach *Meyer* und *Moebius*). *i* = Atemröhre, *u* = Kloakenröhre, *f* = Fuß. (Das Tier gräbt sich so tief in den Sand ein, daß die Siphonenmündungen allein aus ihm vorragen.)

Der Mantel besteht der Hauptsache nach aus zwei Blättern oder Mantellappen, die den Innenseiten der beiden Klappen dicht anliegen und das Körperinnere umhüllen. Die Ränder dieser beiden Mantellappen bleiben zuweilen vollständig voneinander getrennt (z. B. bei der Auster, Ostrea), verwachsen aber in anderen Fällen mehr oder weniger miteinander, so daß zwischen ihnen eine Lücke für den Durchtritt des median gelegenen Fußes freibleibt, sowie zwei Lücken an der der Fußlücke entgegengesetzten Stelle des Körpers, deren eine zur Aufnahme des frischen, sauerstoffhaltigen Wassers dient (Atemöffnung), während die andere für den Austritt des verbrauchten Wassers und der Exkremente bestimmt ist (Afteröffnung). Beide Öffnungen sind zuweilen röhrenförmig verlängert und werden in diesem Falle als Atemsipho und Kloakensipho unterschieden (Fig. 189 *i* und *u*). Meistens sind beide Siphonen miteinander vereinigt (Fig. 188, *u* und *i*), in diesem Falle aber durch eine Scheidewand voneinander getrennt. Besonders lange Siphonen sind bei den im Sand grabenden Muscheln, wie bei der bis 50 cm tief vergrabenen Mya (Fig. 188) oder Panopaea (Fig. 190) ausgebildet, wo sie nicht mehr wie gewöhnlich in die Schale zurückgezogen werden können; eine extreme Länge erreichen sie bei bohrenden Formen, wie beim Schiffsbohrwurm

(Teredo navalis), der sich in Treibhölzern, Hafenpfählen usw. einbohrt. Das Tier sitzt mit dem beschalten Körperteil tief im Inneren des Holzes und streckt die beiden getrennten Siphonen bei der Mündung des Bohrganges heraus. Bei Teredo findet eine sekundäre Kalkausscheidung des Mantels statt, indem der Bohrgang mit einer zarten Kalkschichte ausgekleidet wird, die mit den rudimentären, freien (d. i. nicht durch ein Scharniergelenk verbundenen) primären Klappen nicht in Verbindung stehen (Fig. 191).

Die inneren Organe der Muscheln sind zum Teil in eigenartiger Weise ausgebildet. Die Kopfregion ist stark zurückgebildet, analog wie bei den Muschelkrebsen (Ostracoden), weshalb die Muscheln auch als Acephalen bezeichnet werden. Das Hauptorgan des Körpers ist der Fuß, der meist eine beilförmige Gestalt besitzt. (Daher auch die Bezeichnung „Pelecypoda“ für die Muscheln). Der Fuß dient in den meisten Fällen als Lokomotionsorgan, ist keilförmig und an der Außenkante zugeschärft. Durch abwechselndes Zusammenziehen und Strecken des Fußes vermögen sich die meisten Muscheln kriechend fortzubewegen; die Streckung und das Vorschieben des Fußes aus der Schale wird durch seine Füllung mit Blut bewirkt. Bei Annäherung von Feinden wird der Fuß bei den nicht tief in den Boden eingegrabenen Formen in die schützende Schale zurückgezogen. Da er bei den festgewachsenen Muscheln als Bewegungsapparat keine Rolle mehr spielt, verfällt er hier der Reduktion und geht (z. B. bei den Austern) vollständig verloren. Bei Cardium (Fig. 189) vermag der winkelig geknickte Fuß durch rasche Streckung Sprungbewegungen auszuführen.

Fig. 190. Klaffende Schale von Panopaea Astieriana d'Orb., aus dem Senon von Quedlinburg, ¾ nat. Gr., in eingegrabener Stellung mit den oben geöffneten, verkalkten Siphonalröhren. *kl* = klaffende Hinterseite, *as* = Atemsipho, *ks* = Kloakensipho. (Nach *Brauns*, aus *Stromers* Lehrbuch der Paläozoologie.)

In einigen Fällen werden durch Drüsensäcke am Ende des Fußes klebrige, zu hornigen Fasern erhärtende Sekrete abgeschieden, die zur Anheftung des Tieres an festen Objekten dienen. Diese Fäden vereinigen sich zu einem Fadenbüschel (Byssus) wie bei der Miesmuschel (Mytilus) und der verwandten Gattung Dreissensia (ein Süßwasserbewohner), oder bei der gleichfalls der Familie der Mytiliden angehörigen Steckmuschel (Pinna, Fig. 192), die in Symbiose mit einem „Muschelwächter“, einer kleinen, weichschaligen Krabbe (Pinnotheres veterum L.) lebt.

Fig. 191. Teredo navalis L. („Pfahlwurm“), in ¾ nat. Gr. *R* = die vom Mantel abgesonderte Kalkröhre, S_1S_2 = die beiden freien Schalenhälften, *As* = Kloakensipho, *Bs* = Atemsipho, *F* = Fuß am Vorderende des Körpers.

Zwischen dem Fuß und der Innenseite des Mantellappens liegen beiderseits vom Fuße die Kiemen (Fig. 193), welche in der Regel als zwei Reihen (eine innere und eine äußere) dünner Lamellen (daher die Bezeichnung „Lamellibranchiata“) ausgebildet sind. Die Kiemen sind an ihrer Oberfläche dicht mit Wimpern besetzt, deren Flimmerbewegungen

die im Wasser enthaltenen mikroplanktonischen Organismen dem Munde zuführen.

Während die Öffnung der beiden Schalenklappen durch das Band (Ligament) bewirkt wird (s. unten), geschieht das Schließen durch die Schließmuskeln (Adductoren), die sich quer durch den Innenraum von einer Schale zur anderen ausspannen. Ursprünglich sind zwei derartige Schließmuskeln bei den Muscheln ausgebildet gewesen und sind noch heute bei der (unnatürlichen) Gruppe der „Dimyarier" (Fig. 194) vorhanden; durch Reduktion wurde der vordere Schließmuskel schwächer (bei den „Heteromyariern", Fig. 199) oder ging ganz verloren, so daß nur mehr einer (der hintere Schließmuskel) übrigblieb, wie bei vielen Austern („Monomyarier", Fig. 198). Die Anheftungsstelle des Schließmuskels ist durch eine scharf abgegrenzte, meist ovale Fläche, den Muskeleindruck, bezeichnet.

II. Schale. Die Schale der Lamellibranchiaten besteht aus zwei, mit sehr

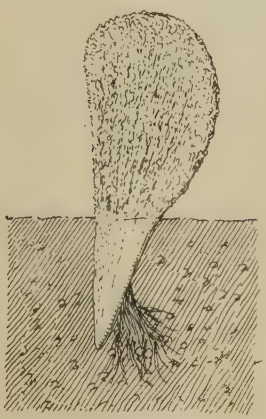


Fig. 192. Pinna squamosa, mit ihren hornigen Byssusfäden im Sandboden der Adria festgeheftet. Größte Schalenlänge 80 cm.

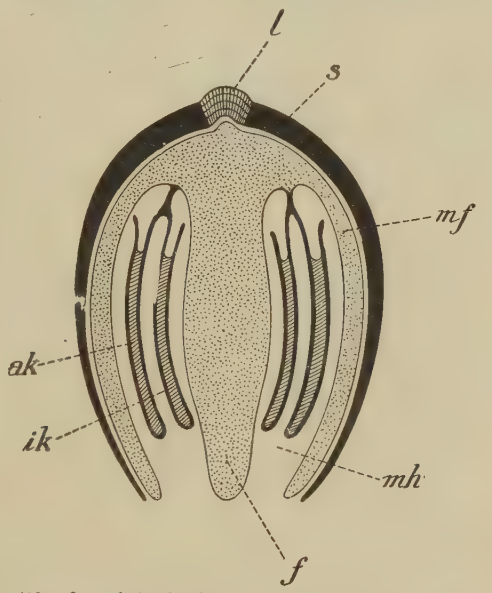


Fig. 193. Querschnitt durch eine Muschel. *ak* = äußere, *ik* = innere Kiemenlamelle, *f* = Fuß, *l* = Ligament, *mf* = Mantelfalte, *mh* = Mantelhöhle, *s* = Schale. (Auf Grundlage von Zeichnungen von *J. E. V. Boas* und *P. Pjurtscheller*, aus *K. Heider*, Kultur d. Gegenwart, III. 4. 2., 1913.)

wenigen Ausnahmen (z. B. Teredo navalis, Hippuriten) in einem Scharniergelenk beweglichen Klappen.

Wenn wir eine Muschel orientieren wollen, so bezeichnet die Mundregion das Vorderende, die Afterregion das Hinterende des Tieres. Die Verbindungslinie (Oroanalachse) stellt dann in normalen Fällen die Länge der Muschel dar. Das Scharniergelenk der beiden Klappen wird bei der Betrachtung einer Muschel nach oben, der Schalenrand nach unten orientiert; die ältesten, meist stark gewölbten Teile der Schale in der Nähe der Verbindungsstelle beider Klappen werden als Wirbel unterschieden. Der Wirbel liegt in der Regel in der Vorderregion der Klappe, woraus sich die Orientierung und Unterscheidung der linken und der rechten Klappe ergibt. Die durch den Wirbel einer normal gebauten Muschelklappe zum Unterrand herabziehende und auf die Längslinie senkrecht stehende Linie bezeichnet man als die Höhe der Klappe, die zur medianen Trennungsebene beider Klappen

an der Stelle der größten Wölbung der Schale gelegte Linie nennen wir den Durchmesser der Klappe bzw. der ganzen Schale.

Das elastische Band, welches die beiden Klappen unter dem Wirbel zusammenhält (das Ligament), hat die Aufgabe, beim Nachlassen der Kontraktion der innerlichen Schließmuskeln die beiden Klappen zur Öffnung zu bringen. Daher klaffen die beiden Schalenhälften nach dem Tode des Tieres meist weit auseinander. Das Ligament liegt meistens in einer langgestreckten Grube oder Furche, der Ligamentgrube oder Ligamentfurche (Ligamentnymphe) an der Außenseite der Schale, und zwar in der Regel hinter dem Wirbel, und man spricht dann von einem „äußeren Band“[1]) (Fig. 194). Die Stelle der stärksten Wölbung des beide Klappen verbindenden Ligamentes liegt in diesem Falle außerhalb beider Klappen. Wenn dagegen das Ligament sich mehr gegen die Innenseite der Klappen verschoben hat, so spricht man von einem „inneren Band“ und seine stärkste Wölbung ist dann gegen das Innere der Muschel gekehrt, während außen nur eine sehr kleine Partie des Ligaments sichtbar ist. Sowohl bei Muscheln mit äußerem wie bei solchen mit innerem Band ist die äußere Schichte des Ligaments unelastisch, die innere elastisch; durch den Verschluß beider Klappen wird bei Muscheln mit äußerem Ligament die elastische Schichte zusammengepreßt und schnellt bei Erschlaffung der Schließ-

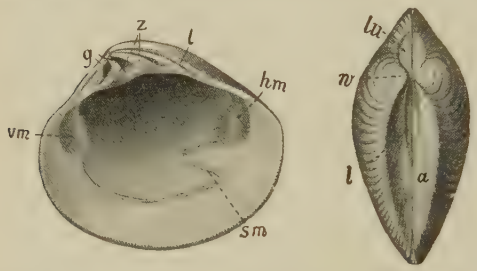


Fig. 194. Venus Haidingeri Hoern., aus dem mediterranen (mittleren) Miozän des Wiener Beckens, in ¾ nat. Gr. — Links: Innenansicht der rechten Klappe, rechts: beide Klappen von oben gesehen. *g* = Zahngruben, *z* = Zähne, *l* = Furche f. d. Band (Ligament), *vm* und *hm* = vorderer und hinterer Muskeleindruck, *sm* = Mantelbucht, *lu* = Lunula, *w* = Wirbel, *a* = Area. (Aus *v. Stromers* Lehrbuch der Paläozoologie.)

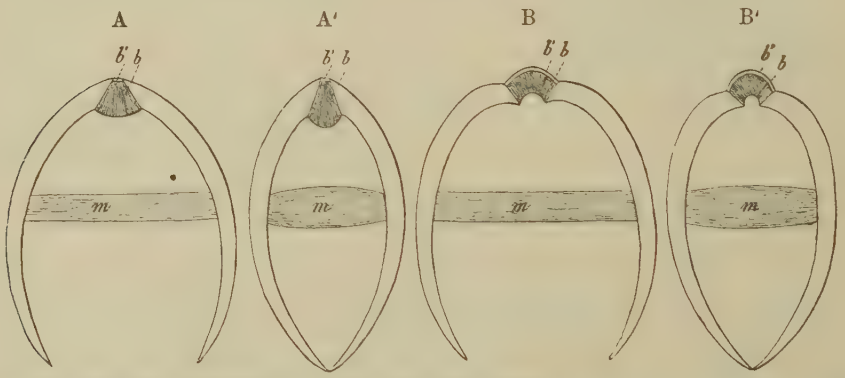


Fig. 195. Schematische Darstellung des Querschnittes zweier Muscheln mit *innerem Bande* (A, A') und mit *äußerem Bande* (B. B'). In den Figuren A und B ist die Schale geöffnet, in A' und B' geschlossen. *m* = Schließmuskel, *b* = innerer, elastischer Teil des Bandes, *b'* = äußerer, unelastischer Teil des Bandes. (Nach *J. E. V. Boas.*)

muskeln in die normale Lage zurück, wodurch die Klappen geöffnet werden. Bei Muscheln mit innerem Ligament wird gleichfalls beim Verschluß beider Klappen die innere, elastische Ligamentschichte

1) Die äußere Grube zur Aufnahme des Ligaments wird auch als Bandarea bezeichnet, wenn sie eine größere, besonders abgegrenzte Fläche einnimmt.

zusammengepreßt und drängt beim Nachlassen des Zuges der Schließmuskeln die Schalenhälften auseinander (Fig. 195).

Eine eigenartige Modifikation des Ligamentes ist in der Familie der Perniden eingetreten, zu welcher z. B. die heute noch lebende Gattung Perna sowie die fossilen Gattungen Gervilleia und Inoceramus (Fig. 242) gehören; das Ligament liegt in einer größeren Zahl getrennter Gruben, die in den langen, geradlinigen Schloßrand eingesenkt sind.

Die beiden Muskeleindrücke der „Dimyarier" sind durch eine bogenförmige Linie, die „Mantellinie", miteinander verbunden, die den Ursprung der Muskelfasern des Mantelsaumes bezeichnet. Bei den Formen mit Siphonen (Atemsipho und Aftersipho, vgl. oben) ist die Mantellinie infolge größerer Ausdehnung der die Siphonen bewegenden Muskeln des Mantelsaumes eingebuchtet und diese Einbuchtung wird als Mantelbucht und eine derartige Schale als sinupalliat bezeichnet. Wo dagegen die Siphonen fehlen, verläuft auch die Mantellinie in gleichmäßig geschwungener, ununterbrochener Kurve; dieser Typus wird als integripalliat unterschieden. Die systematische Trennung der Muscheln in Integripalliata und Sinupalliata kann daher nicht als ein auf fundamentalen morphologischen Unterschieden beruhendes Unterscheidungsmerkmal bewertet werden, da sie auf sekundären Anpassungen (Fehlen oder Vorhandensein der Siphonen infolge nichtgrabender oder grabender Lebensweise) beruht (Fig. 196).

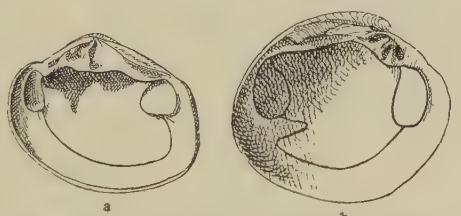


Fig. 196. a Typus einer „*integripalliaten*", b Typus einer „*sinupalliaten*" Bivalve; die letztere zeigt unterhalb des im Bilde links liegenden Muskeleindruckes die Mantelbucht. (Nach *E. Fraas*.)

Zuweilen tritt vor dem Wirbel ein von der übrigen Schalenskulptur abweichend skulpturiertes und scharf abgegrenztes Feld auf, die Lunula, während ein ebensolches Feld hinter dem Wirbel als Area unterschieden wird (Fig. 194a).

Die Verbindung beider Klappen erfolgt bei der Mehrzahl der Muscheln nicht nur durch das Ligament, sondern auch durch zahnartige Vorsprünge, die in Vertiefungen der anderen Klappe eingreifen. Der ganze Apparat wird als Schloß, die Vorsprünge als Schloßzähne oder Zähne, die ihnen entsprechenden Vertiefungen der gegenständigen Klappe als Schloßzahngruben oder Zahngruben bezeichnet.

Die primitivsten Muscheln des Paläozoikums besaßen noch kein aus stärkeren Zähnen und tieferen Gruben bestehendes Schloß, sondern nur Andeutungen dieser Bildungen; dieser Schloßtypus wird als kryptodont unterschieden und von dem durch sekundäre Rückbildung entstandenen, nach Durchlaufung einer schloßtragenden Zwischenstufe wieder zahnlos gewordenen, dysodonten Schloßtypus unterschieden, der uns z. B. bei den Austern entgegentritt (Fig. 198 und 197 a). Aus dem kryptodonten Schloßtypus dürfte zunächst der taxodonte (Fig. 197 b) hervorgegangen sein, der aus zahlreichen, mehr oder weniger zum Schloßrande senkrecht gestellten Kerben besteht, wie sie uns bei der sehr primitiven, aber noch heute lebenden Gattung Arca entgegentreten.

Das heterodonte Schloß bezeichnet den bei den lebenden Muscheln häufigsten Schloßtypus (Fig. 197 d). Bei diesem stehen unter den Wirbeln einige wenige, aber sehr kräftige Hauptzähne (Kardinalzähne), denen

sich hinter dem Wirbel und vor demselben einige Seitenzähne (Lateralzähne, Nebenzähne) anschließen, die meist in Gestalt sehr schrägstehender, langer Leisten auftreten.

In der Regel erweist sich eine heterodonte Muschelklappe durch die Lage des nach vorne (sehr selten nach hinten) verschobenen Wirbels

Fig. 197. Schloßzahntypen der Bivalven. a *dysodontes* Schloß (ohne Zähne); b *taxodontes* Schloß (mit Kerbzähnen); c *isodontes* Schloß (mit symmetrisch ausgebildeten Zähnen); d *heterodontes* Schloß (mit asymmetrisch ausgebildeten Zähnen); e *desmodontes* Schloß (mit löffelförmigem Zahnvorsprung). (Nach *E. Fraas.*)

und der ungleichen Ausbildung der Zähne und Zahngruben als stark symmetrisch; in wenigen Fällen (z. B. bei Spondylus, (Fig. 197 c) läßt sich dagegen die Klappe in eine vordere und eine hintere fast genau symmetrische Hälfte zerlegen. Einen derartigen Schloßtypus nennt man isodont.

Als desmodonten Schloßtypus unterscheidet man jenen, der durch das Fehlen selbständiger Schloßzähne und durch die Ausbildung von löffelartigen Fortsätzen als Stütze des inneren Ligamentes gekennzeichnet ist, wie z. B. bei den Myiden und Corbuliden (Fig. 197 e). Dieser Typus ist ebenso wie der plagiodonte, bei dem nur wenige schräge Leistchen das Schloß bilden, während stärkere Zähne fehlen (Fig. 199), als eine einseitige Spezialisierung des Klappenverbandes anzusehen. Der schizodonte Schloßtypus der Trigoniiden (z. B. Trigonia), der durch eine Spaltung des Hauptzahnes der linken Klappe gekennzeichnet ist, darf wohl als eine besondere Modifikation des heterodonten Schlosses betrachtet werden (Fig. 200); bei den geologisch jüngeren Gattungen dieser Familie sind alle Zähne und Leisten kräftig gestreift und gerieft und durch das Ineinandergreifen dieser Riefen beider Klappen kommt eine sehr feste Klappenverbindung zustande.

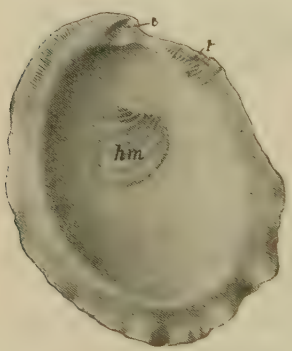


Fig. 198. Ostrea semiplana Sow., aus der Oberkreide Braunschweigs, $^2/_3$ nat. Gr. *hm* = Grube für den hinteren Schließmuskel, *l* = Grube für das Ligament, *r* = Runzeln. (Nach *G. Müller*; aus *Stromers* Lehrbuch der Paläozoologie.)

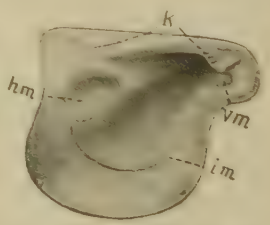


Fig. 199. Pterinea fasciculata Goldf., aus dem Unterdevon von Ems, $^3/_4$ nat. Gr. *hm* = hintere, *vm* = vordere Schließmuskelgrube (die letztere rudimentär; darunter der Byssusausschnitt. *k* = Kerbzähne des Schloßrandes, *im* = Mantellinie (ohne Einbuchtung, d. i. integripalliater Typus). (Nach *F. Frech*, aus *Stromer*, Lehrbuch der Paläozoologie.)

Die beiden Klappen sind entweder von gleicher Größe (gleichklappige Muscheln) oder die Klappen sind durch verschiedene Größe

und Wölbung sowie durch verschiedene Außenskulptur voneinander verschieden (ungleichklappige Muscheln). So sind z. B. Solen, Unio, Arca, Pectunculus und Cardium gleichklappig; Pecten, Spondylus, Ostrea sind Beispiele ungleichklappiger Formen. Die ungleiche Klappengröße ist eine Folge der von den gleichklappigen Formen abweichenden Lebensweise, indem die letzteren derart im Schlamm oder Sand der Gewässer kriechen oder graben, daß die Trennungsebene beider Klappen auf der Bodenfläche senkrecht steht, während die ungleichklappigen nur mit der einen Klappe, die meist stärker gewölbt ist (z. B. Pecten, Fig. 201), dem Boden aufliegen, so daß die obere (in diesem Falle die linke Klappe) als Deckel funktioniert. Der größte Formunterschied zwischen beiden Klappen ist bei den mit der einen Klappe festgewachsenen Typen zu beobachten, wobei es im Stamme der Rudisten zu einer kegelförmigen bis prismatischen, bis 1 m erreichenden Verlängerung der mit dem Wirbel festgewachsenen rechten Klappe kommt (z. B. Hippurites, Fig. 202) und die sonst vorherrschende Scharnierverbindung zwischen beiden Klappen aufgehoben ist; die obere, deckelförmige, linke Klappe wurde bei dieser ausgestorbenen Form nicht durch Aufklappen, sondern durch Emporheben von der festgewachsenen rechten Klappe getrennt, wenn das Tier Nahrungsstoffe oder Atemwasser aufnahm oder die verbrauchten Stoffe entleerte (vgl. auch Fig. 203, 211 und 234).

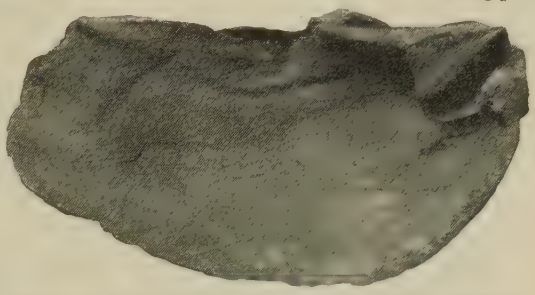


Fig 200. Trigonia Herzogi Hausm., Unterkreide vom Zwart-Koppfluß, Südafrika. Ungef. 1/2 nat. Gr. (Orig.)

Die Formen der Muschelschalen schwanken in ziemlich weiten Grenzen. Bei der Mehrzahl der Muscheln herrscht bei geschlossenen Klappen die Eiform vor, doch kommen ebensowohl fast kugelige wie ganz flache, linsenförmige Gestalten vor, während andere messerscheidenförmig, herzförmig, kegelförmig, fächerförmig usw. sind. Zuweilen kommt es zur Ausbildung von meist dreieckigen, von den übrigen Klappenteilen durch abweichende Skulptur verschiedenen Anhängen zu beiden Seiten oder nur auf einer Seite des Wirbels, die als Ohren oder Flügel bezeichnet werden (Fig. 201). Weitgehende Formverzerrungen sind besonders bei den festsitzenden Muscheln zu beobachten, deren Schalen sich den Unebenheiten des Meeresbodens oder ihrer unmittelbaren Nachbarschaft unmittelbar anschmiegen, wie dies namentlich bei den Austern in Erscheinung tritt.

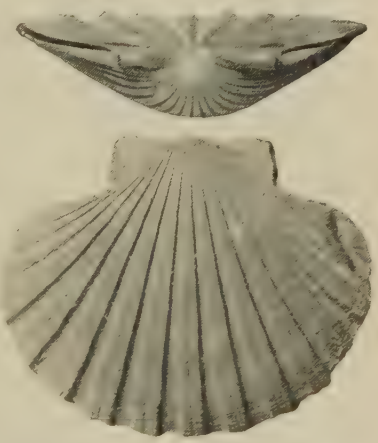


Fig. 201. Pecten jacobaeus Lamk., aus dem Pliozän des Monte Pellegrino bei Palermo. 1/3 nat. Gr. (Orig.)

Die Skulptur der Außenseite der Schale ist gleichfalls überaus mannigfaltig. Entweder fehlt sie gänzlich, und die Oberfläche besitzt eine porzellanglatte Beschaffenheit, an der selbst die Anwachsstreifen kaum sichtbar sind, die sich konzentrisch beim Wachstum der Schale um den Wirbel legen, so daß am Schalenrand immer neue Schalenteile angebaut werden (fälschlich „Jahresringe" genannt), oder die Schale ist fächerartig gestreift, gefurcht oder sehr stark gerippt, wie bei Pecten (Fig. 201). In anderen Fällen treten Knoten, Schuppen, Dornen und Stacheln auf, die in einzelnen Fällen sehr lang sein können, wie z. B. bei Spondylus; diese Stacheln sind entweder hohl oder massiv.

Die Schale wird zuerst im Larvenzustand des Tieres als einheitliches Häutchen vom Mantel abgeschieden; der mittlere Rückenabschnitt bleibt unverkalkt und wird zum Ligament, während sich zu beiden Seiten des Mantels die linke und rechte Klappe als selbständige Stücke („Prodissoconch") abtrennen und verkalken. Mitunter bleiben diese Embryonalschalen auch im späteren Leben erhalten, in anderen Fällen werden sie bei fortschreitendem Wachstum abgeworfen.

Fig. 202. Hippurites gosaviensis Douv., aus der oberen Kreide (Gosauformation) der Gosau in Oberösterreich. Die kuhhornförmige, mit der Spitze festgewachsene Klappe ist die rechte, die flache, deckelförmige die linke. — $^2/_3$ der nat. Gr. (Nach *E. Stromer*.)

Die Schale ist meist aus drei Schichten aufgebaut. Die äußere Schichte enthält keine Kalksalze und besitzt eine hornartige Beschaffenheit; das ist die Epidermis (= Cuticula = Periostracum), die bei Süßwassermuscheln viel stärker als bei marinen Formen entwickelt ist. Unter der Epidermis folgen zwei übereinanderliegende, aus kohlensaurem Kalk aufgebaute Schichten; die innerste, die dem Mantel unmittelbar anliegt und von dessen ganzer Oberfläche ausgeschieden wird, hat bald eine porzellanartige Beschaffenheit, bald ist sie durch stark irisierenden Glanz gekennzeichnet und wird in diesem Falle Perlmutterschichte genannt. Die zwischen ihr und der Epidermis liegende Schichte besteht zumeist aus Aragonit und besitzt prismatische Struktur; sie wird nicht von der Manteloberfläche, sondern nur vom Mantelrand ausgeschieden, ebenso wie die Epidermis.

Die Stärke der Schalen ist bei den Muscheln je nach dem Aufenthaltsort (vgl. unten) sehr verschieden; sehr dünn und zart sind die Schalen der in ruhigem oder tiefem Wasser lebenden sowie die der bohrenden und grabenden Muscheln, während die Bewohner der marinen Strandregionen, namentlich die Riffmuscheln, besonders dicke Schalen besitzen. Mit der Dicke bzw. Zartheit der Schale steht in der Regel der Ausbildungsgrad des Schlosses in Verbindung; dickschalige Muscheln haben, soweit es sich nicht um festgewachsene Typen (z. B. Austern) handelt, sehr starke, zartschalige Muscheln dagegen nur schwachzähnige Schlösser.

Bei den mit der rechten Klappe festgewachsenen Rudisten der Kreideformation (z. B. Hippurites, Fig. 202) kam es infolge des raschen Höhenwachstums der kegelförmigen rechten Klappe zur Ausbildung von Querböden, durch welche die bewohnten Teile der Schale von den älteren, unbewohnten abgegrenzt erscheinen (Fig. 203). Ähnliche, aber nicht so starke Kammerung ist auch z. B. bei der noch lebenden Gattung Spondylus zu beobachten.

III. Nahrungsweise. Die Mehrzahl der Muscheln lebt von mikroplanktonischen Organismen, die durch Flimmerbewegungen von Wimpern dem Munde zugeführt, „herangestrudelt" werden. Die meisten Muscheln nehmen die Nahrung unmittelbar aus dem Wasser auf, aber einige, wie z. B. Yoldia limatula, sind Schlammfresser; diese besitzt Mundtentakel („Palpusanhänge"), an denen Wimpern sitzen, die durch Flimmerbewegungen den Bodenschlamm samt den in ihm befindlichen Kieselalgen (Diatomeen) und kleinen tierischen Organismen in den Mund

Fig. 203. Hippurites spec., aus der oberen Kreide (Gosauschichten) der Ostalpen; $\frac{1}{3}$ der Länge nach durchschnitten, um die Ausbildung der Querböden zu zeigen. Orig. im geol. Inst. d. Univ. Wien. (Stark verkleinert.)

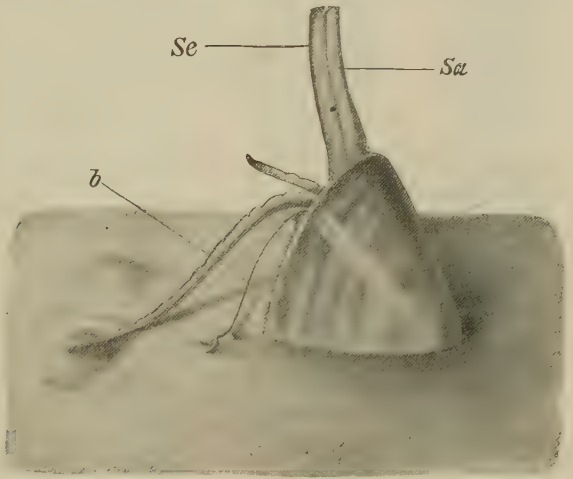


Fig. 204. Yoldia limatula, zu $^2/_3$ ihrer Schalenlänge im Meeresschlamm vergraben. *b* = Tentakel, *Se* = Atemsipho, *Sa* = Kloakensipho. (Stark vergrößert). (Nach *G. A. Drew*; aus *F. Doflein*, Tierbau und Tierleben, II. Bd.)

baggern (Fig. 204). Die Süßwassermuscheln, z. B. die Flußperlmuschel (Margaritana margaritifera), nehmen mit dem Bodenschlamm hauptsächlich pflanzliche Substanzen auf.

IV. Bewegungsfähigkeit. Die Muscheln sind durchaus benthonische Tiere, d. h. Bewohner des Bodens, sowohl im Meere wie im Brackwasser und im Süßwasser. Ein großer Teil bewegt sich mit Hilfe des Fußes kriechend auf dem Boden fort; einzelne sind hierbei zum Teile in den weichen Boden eingegraben, wie z. B. Unio, der auf dem Schlammboden unserer Seen charakteristische Kriechspuren zurückläßt. Führt diese Art der Fortbewegung einerseits zur Ausbildung von grabenden Typen, die, wie z. B. Solen, Ensis (Fig. 205), Mya (Fig. 188), tief in den Sand oder Schlamm eingesenkt leben und die Freizügigkeit mit einer Lebensweise vertauscht haben, bei der die Ortsbewegung auf ein Minimum herabgedrückt ist, so begegnen wir andererseits in den frei auf dem Meeresboden oder an festen Gegenständen festgewachsenen Typen Gruppen, die ihre Bewegungsfähigkeit gänzlich verloren haben und zu sessilen Bodenbewohnern geworden sind. Wieder andere sind zu bohren-

den Organismen geworden, und zwar ist diese Lebensweise von Vertretern verschiedener, nicht näher miteinander verwandter Stämme eingeschlagen worden (z. B. Pholas, Lithodomus, Petricola, Gastrochaena, Saxicava, Teredo), wobei einzelne mit Vorliebe weiche Steine anbohren (Pholas), während andere (Lithodomus) auch sehr harte Kalksteine durchlöchern (Fig. 206 A) und wieder andere (Teredo) nur in Hölzern bohren (Fig. 206 B).

Fig. 205. Ensis directus Conrad, aus dem Miozän von Maryland. (Nach *L. C. Glenn.*) (Nat. Gr.)

Bei dieser Bohrbewegung kommt es in seltenen Fällen, wie bei der Bohrmuschel Spirodomus insignis aus dem Karbon Pennsylvaniens (Fig. 207), zu einer Schraubendrehung des Körpers, ein selten schöner Fall von funktioneller Anpassung.

Nur in wenigen Fällen ist es den Muscheln gelungen, eine größere Bewegungsfreiheit zu erlangen. So ist Cardium imstande, mit Hilfe des winkelig eingeknickten Fußes Sprünge auszuführen, und andere, wie Pecten, Chlamys und Lima, vermögen durch rasches Auf- und Zuklappen der Schale zu schwimmen. Dies sind aber nur vereinzelte Fälle; die Mehrzahl der Muscheln führt entweder langsame Kriechbewegungen aus oder hat auch diese aufgegeben und ist zur sessilen Lebensweise übergegangen. Unter den verschiedenen Wegen, auf denen sich die Annahme der sessilen Lebensweise vollzogen hat, mag auch der eigentümliche Nestbau der Feilenmuschel (Lima hians) Erwähnung finden. Das Tier umgibt seine Schale mit den verschiedensten, auf dem Meeresboden herumliegenden festen Gegenständen, die es mit Byssusfäden verfilzt; das so entstehende Nest wird innen mit feineren Byssusfäden ausgekleidet und nur eine kleine Öffnung freigelassen (Fig. 208).

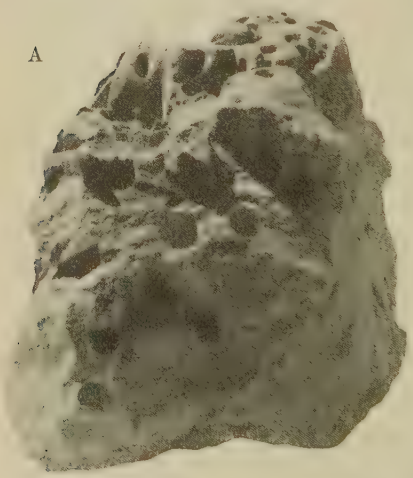


Fig. 206 A. Bohrlöcher von Lithodomus lithophagus in einem Kalkfelsen vom Strande des mediterranen Miozänmeeres. „Schelmenhöhle“ von Soos bei Baden in Niederösterreich. — Stark verklein. — (Orig. im Paläobiol. Inst. d. Wiener Universität.)

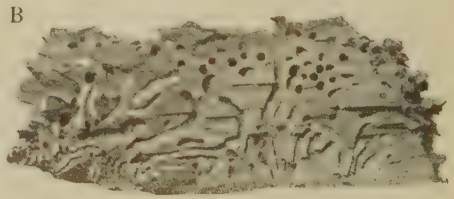


Fig. 206 B. Bohrgänge von Teredo navalis in einem Treibholz; aus der Adria. ¼ nat. Gr. (Orig. im Paläobiol. Inst. d. Wiener Universität.)

V. Aufenthaltsort. Weitaus die Mehrzahl der lebenden Muscheln — etwa $^4/_5$ — bewohnt das Meer, die übrigen brackische und süße Gewässer. Der größte Formenreichtum findet sich in der Strandregion, und zwar in der Laminarienzone, die durch das Vorkommen der Laminarien (große, blattförmige Tange) in der Tiefe von etwa 10 bis 30 m charakterisiert wird; auch in der sich darunter bis zu etwa 75 m Tiefe anschließenden Korallinenzone herrscht noch reges Leben von Muscheln, doch sind die Schalen hier nicht mehr so buntfarbig wie in der Laminarienzone. Der sandige Flachstrand wird von meist zartschaligen, darunter vielen grabenden Muscheln bewohnt; verhältnismäßig arm sind dagegen die Schlammgründe tieferer Meeresregionen. In diesen umfaßt die Muschelfauna meist nur wenige, dafür aber individuenreiche Arten, und das gleiche gilt für die brackischen Gewässer. Wie in der Gegenwart die stark ausgesüßte Ostsee eine verarmte Muschelfauna von Nordseegepräge enthält, so bietet die Muschelfauna der sarmatischen Schichten Osteuropas ein Gegenstück aus dem oberen Miozän; Artenarmut, Individuenreichtum und auffallende Kleinheit der Schalen sind hier wie dort für die Muschelfauna bezeichnend. Bei den Ostseemuscheln ist die Abnahme der Körpergröße im Vergleiche zu der normalen Größe der Nordseemuscheln sehr beträchtlich und besonders stark in den östlichen Teilen der Ostsee, die salzärmer sind als die westlichen. In einzelnen Fällen beträgt der Größenunterschied vollerwachsener Tiere mehr als die Hälfte.

Fig. 207. Steinkern einer schraubenförmig gedrehten Bohrmuschel, Spirodomus insignis, aus dem Karbon Pennsylvaniens, $^3/_4$ nat. Gr. (Nach *Beecher* aus *E. Dacqué*.)

Fig. 208. Lima hians Gmel. in ihrem Nest: Fremdkörper, die durch ein Geflecht aus Byssusfäden zusammengehalten werden. $^2/_5$ nat. Gr. (Nach *A. E. Brehm.*)

Bei einigen Muscheln findet ein regelmäßig wiederkehrender Wechsel des Aufenthaltsortes statt, wie bei der im XIX. Jahrhundert aus Südosteuropa langsam über fast ganz Europa vordringenden Süßwassermuschel, Dreissensia polymorpha; sie lebt während des Sommers nahe der Wasseroberfläche an Steinen, Wurzeln usw., an die sie sich mit den Byssusfäden anheftet, löst sich aber im Herbst vom Byssus los und wandert nach tieferen Stellen zurück, um im nächsten Sommer wieder emporzusteigen.

Muscheln, die nahe der Flutlinie leben und solche, die sich in Flüssen von stark wechselndem Wasserstand aufhalten, vermögen zum Teile auch außerhalb des Wassers eine Zeitlang auszuhalten; dies gilt z. B. für Mytilus, Unio, Anodonta und Ostrea.

Eine eigenartige Erscheinung ist die mechanische Durchscheuerung der Schalen unterhalb des Wirbels bei Unionen aus jenen Gewässern, deren Boden aus groben Sanden oder größeren Geschieben besteht, wie dies z. B. in der March in Niederösterreich der Fall ist. Durch das Kriechen auf einem so beschaffenen Boden wird die Schale unterhalb beider Klappenwirbel sehr stark abgewetzt (Fig. 209), und es treten nicht selten Durchscheuerungen derselben ein (Fig. 210), die vom Tiere nicht mehr vollständig ausgebessert werden können, weil

nur die innere Perlmutterschichte von der Manteloberfläche ausgeschieden wird, die Außenschichten aber von den Randpartien des Mantels.

VI. Einzelleben und Kolonienbildung. Viele Muscheln leben in ihrem Verbreitungsgebiete über weite Flächen zerstreut und führen ein Einzelleben, wie unsere Flußmuscheln (z. B. Unio, Anodonta). Andere leben gesellig in großen Scharen beisammen, ohne jedoch dicht geschlossene Bestände, Kolonien oder „Bänke" zu bilden, wie dies bei den Austern, Mytilus, Monotis, Perna, Hippuriten (Fig. 211) und anderen der Fall ist. Auch bei der sessilen Süßwassermuschel des oberen Nils, Aetheria (ebenso wie die einer anderen Stammesreihe angehörigen Unionen aus Aviculiden hervorgegangen) tritt eine Bankbildung auf, wobei sich zahlreiche Individuen zu einer unregelmäßigen Masse zusammenschließen und untereinander verwachsen (Fig. 212). Auch die Byssusträger Mytilus und Dreissensia leben in dichten Massen gedrängt neben- und aufeinander. Wir haben auch in vielen Fällen derartige Bänke in fossilem Zustande erhalten. Die lokale Anhäufung von Unionen in einzelnen Süßwassergesteinen ist jedoch dadurch zu erklären, daß die Tiere in der Zeit von Hochwässern in die überschwemmten Striche auswanderten und dann beim Fallen des Wassers in dichtgedrängten Scharen den Wasserspiegel zu erreichen suchten, was ihnen nicht gelang. Derartige Haufen toter Unionen und Anodonten kann man an den Ufern der March in Ungarn und Niederösterreich bei fallendem Hochwasser in großen Mengen beobachten. In anderen Fällen ist der lokale Muschelreichtum in Gesteinen durch das massenhafte Zusammenschwemmen durch die Strandwellen zu erklären.

Fig. 209.

Fig. 210.

Unio batavus Lamk., aus dem Marchflusse bei Drösing, Niederösterreich. Fig. 209 Exemplar mit stark abgewetzten, Fig. 210 mit durchgescheuerten Wirbeln; das eine Loch ist durch Ausscheidung einer neuen Lage Perlmutterschichte von innen her ausgebessert. $^4/_5$ nat. Gr. (Orig. im Paläobiol. Lehrapp. d. Univ. Wien.)

Fig. 211. Stück aus einem Hippuritenriff: eine Anzahl miteinander verwachsener Individuen. — Obere Kreide der Charente. (Stark verklein., nach *E. Fraas.*)

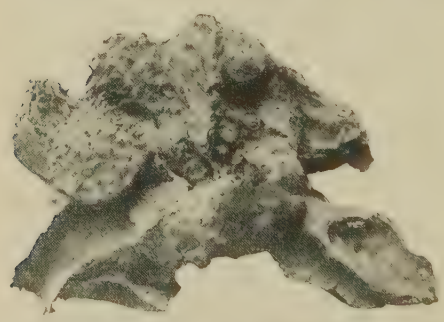


Fig. 212. Bank von Aetheria Caillauti aus dem Blauen Nil bei Sennar, etwa $^1/_{10}$ nat. Gr. (Orig. im Paläobiol. Inst. d. Univ. Wien.)

VII. Feinde. Die Muscheln bilden einen wichtigen Bestandteil der Nahrung zahlreicher Meerestiere. Zu ihren gefährlichsten Feinden zählen die Stachelhäuter, und zwar ebensowohl die Seeigel wie die Seesterne; die letzteren richten an den künstlichen Austernzuchten oft enormen Schaden an. Auch die Schnecken sind vielfach Muschelfresser, namentlich verschiedene Murexarten, Natica, Buccinum, Trochus usw. An den Gestaden der Nordsee sieht man allenthalben Muschelschalen herumliegen, die an bestimmten Stellen ein kreisförmiges Loch aufweisen (Fig. 213); diese Löcher werden durch die Reibeplatte (Radula) der Raubschnecken erzeugt. In manchen Fällen, wie bei der Gattung Natica, ist an der Unterseite des Rüssels ein Saugnapf entwickelt, der eine Säure ausscheidet, welche die Kalkschale auflöst. Besonders werden glatte Muscheln der Gattungen Donax, Tellina und Venus von Natica angebohrt, Cardium (Fig. 213) vorwiegend von Buccinum. Derartige Bohrlöcher sieht man sehr häufig an tertiären Muschelschalen (z. B. an solchen aus den miozänen Schichten des Wiener Beckens Fig. 214); sie sind schon an paläozoischen Muscheln zu beobachten.

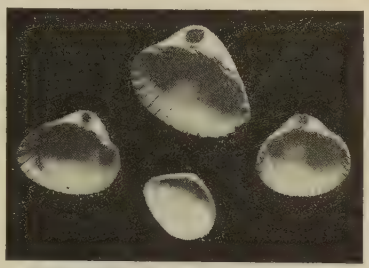


Fig. 213. Von Raubschnecken (Buccinum undatum) angebohrte rezente Muschelschalen; von der Nordseeküste bei Knocke-sur-Mer in Belgien. (¾ nat. Gr.) Orig. im Paläobiol. Inst. Wien.

In der Gegenwart gehören auch die dibranchiaten Cephalopoden (z. B. Octopus, Sepiola, Loligo) zu den Hauptfeinden der Bivalven, ebenso die größeren dekapoden Krebse (z. B. Hummer) sowie verschiedene benthonische Fische (z. B. Cestracion, Trygon, Myliobatis). Unter den Reptilien der Vorzeit besaßen viele Typen aus verschiedenen Stämmen durophage, zum Zerbrechen harter Muschelschalen geeignete Gebisse (z. B. Placochelys, Fig. 590); heute spielen unter den Reptilien die marinen Schildkröten (z. B. Caretta) eine wichtige Rolle als Muschelvertilger.

VIII. Konvergente und parallele Anpassungen. So wie in vielen anderen Gruppen des Tierreiches finden sich auch bei den Muscheln analoge (konvergente) und parallele Anpassungen an eine gleichartige Lebensweise ausgeprägt, die häufig mit einer durch Verwandtschaft bedingten Ähnlichkeit verwechselt worden sind.

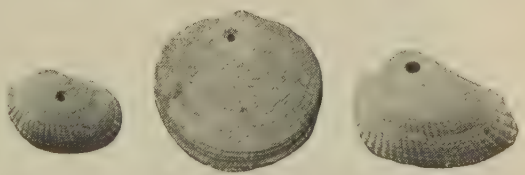


Fig. 214. Muschelschalen aus dem mediterranen Miozän von Vöslau, Niederösterreich, mit Bohrlöchern von Raubschnecken. — Nat. Gr. (Orig. im Paläobiol. Lehrapp. d. Univ. Wien.)

Zu derartigen Konvergenzerscheinungen gehört die Ausbildung starker Schlösser bei Formen, die in stark bewegtem Wasser leben, während die in ruhigem Wasser lebenden, grabenden oder bohrenden Bivalven eine weitgehende Reduktion des Schlosses aufweisen, die bis zu einer gänzlichen Trennung beider Schalen voneinander führen kann (Teredo navalis, Fig. 191).

Eine Folge des Lebens in stark bewegtem Wasser ist die Ausbildung sehr starker Schalen, während die in ruhigem Wasser lebenden Bivalven durchaus sehr zarte, gebrechliche Schalen besitzen, wie dies nicht nur die Bewohner von feinen Sandgründen und Algenwiesen,

sondern auch die Muscheltypen der Schlammgründe, die Formen aus tieferen Meeresregionen sowie die grabenden und bohrenden Muscheln zeigen.

Die Lebensweise, wie sie die Flußmuschel (Unio) führt, hat auch bei Angehörigen anderer, näher oder weiter verwandter Stämme zur Ausbildung ähnlicher Schalenformen geführt, so bei Anthracosia (Karbonformation), Anoplophora (obere Triasformation) und Cardinia (Liasformation).

Fig. 215. Von Bohrmuscheln (Lithodomus lithophagus) angebohrte Säulen des sogenannten Serapistempels bei Pozzuoli im Golfe von Neapel. (Phot. *O. Abel* 1901.)

Muscheln, welche sich in den Sand einbohren und lange Siphonen entwickeln, bedürfen einer entsprechend ausgebildeten, kräftigen Siphonenmuskulatur, für die ein Platz dadurch geschaffen wird, daß die Mantellinie an der betreffenden Stelle ausgebuchtet wird. Auf diese Weise kommt es zur Ausbildung des „sinupalliaten" Typus der Mantellinie, der bei allen Formen mit starken Siphonen zu beobachten ist und eine Anpassung an die grabende Lebensweise darstellt, die unabhängig von verschiedenen Gruppen erworben wurde (Fig. 196).

Auch gewisse Ähnlichkeiten der Skulptur, wie die Ausbildung langer Dornen und Stacheln, treten bei Angehörigen verschiedener

Stämme auf; solche Stacheln, die zur Verspreizung und Verankerung dienen, finden sich z. B. bei Spondylus (Fig. 216) und Chama und erinnern in hohem Grade an ähnliche Bildungen bei der Brachiopodengattung Productus (Fig. 373 A—C).

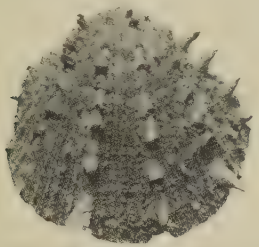


Fig. 216. Spondylus crassicostatus Lamk., aus dem Miozän von Steinabrunn im Wiener Becken. 1/3 nat. Gr. (Orig.)

Fig. 217. Gruppe von drei zusammengewachsenen Brachiopoden (Meekella eximia), aus dem Oberkarbon Rußlands, deren Schalenform an die der Hippuriten (vgl. Fig. 202) erinnert. (Nach *Yakowlew*.)

Die sessile Lebensweise ist gleichfalls von verschiedenen Stämmen unabhängig erworben werden, wobei das Anwachsen entweder mit der linken Klappe (z. B. Chama) oder mit der rechten (z. B. Hippurites, Spondylus) oder abwechselnd mit der rechten oder linken (Aetheria) erfolgt. Die angewachsene Klappe ist entweder im Verhältnis zur oberen kleiner, schwach gewölbt oder flach und schmiegt sich den Unebenheiten der Ansatzstelle vollkommen an (z. B. Ostrea, Anomia, Aetheria und Caprina), oder sie ist stärker gewölbt als die obere, sich zu einem Deckel umbildende Klappe (z. B. bei Chama, Requienia, Hippurites). Die letztere Art des Anwachsens führt zur Ausbildung kegelförmiger Klappen, deren Wirbel festgeheftet ist (Fig. 211) und erinnert in hohem Grade an ähnliche Formen unter den Brachiopoden, z. B. bei Spirifer, Cyrtia, Cyrtina, Terebrirostra, Meekella (Fig. 217), Richthofenia (Fig. 218) sowie bei gedeckelten Einzelkorallen (z. B. Calceola, Fig. 91) und sessilen Cirripediern (z. B. Pyrgoma, Fig. 136). Besonders auffallend ist die Formähnlichkeit mit Hippuriten bei dem großen, riffbildenden Cirripedier Tamiosoma (Fig. 137).

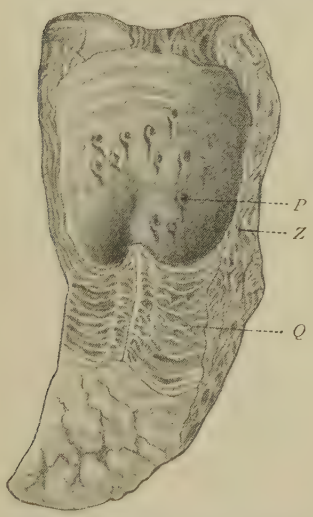


Fig. 218. Längsschnitt durch die kegelförmige, mit der Spitze festgewachsene Ventralklappe von Richthofenia Lawrenciana Kon., aus dem Perm der Salt Range (Ostindien), in nat. Gr. — *P* = Öffnungen der Hohlstacheln in das Schaleninnere, *Z* = zellige Wandschichte, *Q* = Querböden, darunter die Schalenstruktur zerstört. (Nach *W. Waagen*; aus *Stromers* Lehrbuch der Paläozoologie.)

Fig. 219. Vola quadricostata Sow., ein Leitfossil für die Oberkreide Deutschlands. 3/4 nat. Gr. (Nach *E. Fraas*.)

Die Annahme der mit einer Klappe dem Boden aufliegenden Lebensweise hat auch innerhalb geschlossener Stämme wiederholt zur Ausbildung ähnlicher Schalenformen geführt, bei denen die Unterklappe gewölbt, die Oberklappe dagegen deckelförmig erscheint, wie dies beim „Volatypus" unter den Pectiniden der Fall ist (Fig. 219). Hier handelt es sich jedoch nicht um eine „iterative", d. i.

wiederholt einsetzende, gleichsinnige „Artbildung", sondern nur um parallele Anpassungen an dieselbe Lebensweise, die wiederholt (im Lias, in der Kreide und im Miozän) unabhängig von gleichklappigen Pectiniden angenommen wurde. Man muß sich deshalb davor hüten, aus derartigen parallelen Anpassungen Schlüsse auf die Verwandtschaft und Stammesgeschichte der Muscheln ziehen zu wollen, wie dies bisher oft geschehen ist.

Auf parallele Anpassungen ist auch die große Ähnlichkeit zurückzuführen, die zwischen verschiedenen Arten der Gattung Gervilleia, z. B. G. solenoides, G. ensiformis, G. glaciana aus der Kreide Deutsch-

Fig. 220. Zwei Exemplare von Ensigervilleia silicea Qu., aus dem oberen weißen Jura Schwabens, in ¾ nat. Gr. (Nach *W. O. Dietrich.*)

lands oder G. (Ensigervilleia) silicea (Fig. 220) aus dem Oberen Jura Schwabens einerseits und den Gattungen Solen und Ensis (Fig. 205) andererseits besteht.

IX. Larvenleben. Die jüngsten Larvenstadien der Meeresmuscheln sind schalenlos; sie leben planktonisch und vermögen durch Flimmerbewegungen eines Wimperkranzes zu schwimmen (Fig. 221). Mitunter tragen die Larven vordere Augen, die später verloren gehen und nur in wenigen Fällen (z. B. bei Mytilus) erhalten bleiben, während die Mehrzahl der Muscheln blind ist. Einen besonderen Fall der sekundären Ausbildung von Augen längs des Mantelrandes bietet Pecten dar.

Fig. 221. Junge, noch schalenlose Larve von Cardium. (Nach *Lovén.*)

Fig. 222. Muskeleindrücke in der Schale eines Heteromyariers: unter dem Wirbel ein sehr kleiner, links ein großer Muskeleindruck. (Nach *E. Fraas.*)

Bei den meisten Süßwassermuscheln fehlt ein freischwimmendes Larvenstadium.

X. Systematik und Stammesgeschichte. Die Vernachlässigung oder unrichtige Einschätzung der verschiedenen Anpassungsmerkmale der Muscheln hat dazu geführt, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Lamellibranchiatenstämme heute nicht einmal in den Grundzügen geklärt erscheinen. Die älteste Gruppierung durch J. Lamarck unterschied die Stämme der Monomyarier (mit einem Schließmuskel, Fig. 198) und der Dimyarier (= Homomyarier, = Isomyarier, mit zwei annähernd gleich großen Schließmuskeln, Fig. 196).

H. G. Bronn fügte noch eine dritte Abteilung, die der Heteromyarier (mit einem großen, dem der Monomyarier entsprechenden, und einem kleinen, dem zweiten der Dimyarier entsprechenden Schließmuskel) hinzu (Fig. 222). Später sind die Gruppen der Monomyarier und Heteromyarier, die noch in der Gegenwart durch zahlreiche Übergänge verknüpft sind, als die Anisomyarier den Dimyariern oder Homomyariern (mit zwei gleichgroßen Muskeln) gegenübergestellt worden. Seitdem M. Neumayr die Unnatürlichkeit dieser systematischen Gruppierung dargelegt hat, die durch viele neuere Untersuchungen, z. B. die von E. Jaworski, erhärtet wurde, kann man diese Unterscheidung nicht mehr als eine der Verwandtschaft entsprechende betrachten. So zeigen die Austern, daß sie ursprünglich — wie z. B. Crassostrea (= Heterostrea) lehrt (Fig. 223) — zwei Schließmuskeln besaßen und schon im dimyaren Zustand typische Austernmerkmale erworben haben. Der Verlust des vorderen Schließmuskels, der vom dimyaren Zustand über die heteromyare zu der monomyaren Spezialisationsstufe hinüberleitet, ist offenbar nicht allein bei den Austern, sondern auch bei den übrigen monomyaren Stämmen eingetreten.

Fig. 223. Crassostrea Steinmanni Jaw., aus dem mittleren Dogger Perus. $^2/_3$ nat. Gr. — Rechte Klappe von der Innenseite gesehen. *V. A.* = Lage des vorderen Schließmuskels, *G* = Grube für denselben, *H. A.* = hinterer Schließmuskeleindruck, *a*, *b*, *c* = Rinnen und Leisten für die Schalenligamente. (Nach *E. Jaworski.*)

Der von P. Fischer unternommene Versuch einer Scheidung der Muscheln in Tetrabranchiata (mit 4 Kiemen) und Dibranchiata (mit zwei Kiemen) ist schon von M. Neumayr abgelehnt worden, da nahe verwandte Formen durch diese Scheidung in unnatürlicher Weise auseinandergerissen wurden.

Daß eine Einteilung der Bivalven in Integripalliata (mit einheitlich bogenförmig verlaufender Mantellinie) und Sinupalliata (mit eingebuchteter Mantellinie) ebensowenig den Verwandtschaftsverhältnissen Rechnung trägt wie die vorstehend erwähnten, wird aus dem oben Gesagten klar geworden sein; die Einbuchtung der Mantellinie ist zweifellos eine unmittelbare Folge der stärkeren Ausbildung der Siphonen und steht in engstem Zusammenhang mit der Annahme der grabenden Lebensweise, so daß die Unterscheidung in Integripalliata und in Sinupalliata nur die Verschiedenheiten der Lebensweise (nichtgrabende und grabende Typen), aber nicht die verwandtschaftlichen Beziehungen zum Ausdruck bringen kann.

Auch die Gruppierung nach den verschiedenen Ausbildungstypen des Schlosses vermag den stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Stämme nur zum Teil gerecht zu werden, bietet aber immerhin wenigstens in den Hauptzügen die natürlichste Anordnung dar. Nach den Untersuchungen M. Neumayrs würden die primitivsten Formen in der Gruppe der Palaeoconchae zusammenzufassen sein; diese Stammgruppe enthält zartschalige Muscheln mit zwei Schließmuskeleindrücken und ganzrandiger (integripalliater) Mantellinie, äußerem Ligament und zahnlosem (cryptodontem) Schloß oder mit schwachen Verzahnungen der Schloßränder. Aus dieser Stammgruppe würden sowohl die Typen mit taxodontem Schloßtypus (z. B. Nucula, Leda,

Yoldia, Arca, Pectunculus) sowie die typisch heterodonten und desmodonten Typen (vgl. oben) abzuleiten sein, während die dysodonten Typen als Nachkommen der heterodonten zu betrachten wären. Sowohl im Stamme der Heterodonten wie in dem der Desmodonten ist es durch unabhängig voneinander vollzogene Annahme der grabenden Lebensweise zur Abzweigung sinupalliater Typen von integripalliaten gekommen.

Die fossilen Lamellibranchiaten geben uns zwar Aufschluß über die Geschichte einzelner Familien, sind aber im großen und ganzen für die Aufklärung der Phylogenie der Bivalven belanglos geblieben, wenn wir von den Palaeoconchae absehen, über deren Abgrenzung und Stellung unter den Conchyliologen noch bedeutende Meinungsunterschiede bestehen.

XI. Lage der Muschelschalen bei ihrer Einbettung in das Sediment. Eine merkwürdige Erscheinung, die erst kürzlich durch eingehende Studien von Rud. Richter (1922) ihre Erklärung gefunden hat, besteht darin, daß in gewissen Schichten, so besonders im deutschen Unterdevon und im Muschelkalk, von vielen Muschelarten nur die eine Klappe allein bekannt ist oder daß doch die eine Klappe an Zahl der gefundenen Exemplare die andere Klappe bedeutend übertrifft. So sind die verschiedenen Pterinea-Arten des Unterdevons (Fig. 244 A) fast ausschließlich durch die gewölbte (linke) Klappe vertreten, während die flache (rechte) Klappe entweder ganz unbekannt ist oder doch nur außerordentlich selten auftritt. Diese ungleichartige Erhaltung beider Klappen betrifft aber nicht nur Arten mit ungleichartig gewölbten, sondern auch solche mit gleichklappigen Schalen, d. h. solche, bei denen die Schalenwölbung gleich stark ist. Nun hat sich bei den von Richter ausgeführten Untersuchungen im norddeutschen Wattenmeer gezeigt, daß die gleiche Erscheinung auch bei der lebenden Mya arenaria (Fig. 188) zu beobachten ist. Verläßt man bei Ebbe eine Stelle, wo die vielen dicht nebeneinander angesiedelten und tief im Sande eingegrabenen Tiere ein sogenanntes „Beet" bilden, so findet man, im Sinne der am Orte herrschenden Wasserbewegung vorschreitend, zunächst eine Stelle, an der ganz überwiegend linke Klappen vorhanden sind, die gewölbt oben auf dem Sandboden liegen. Beim Herausheben aus dem Boden zeigt es sich, daß der in das Innere der linken Klappe vorspringende Ligamentlöffel sich wie ein Anker im Boden verhängt und den Weitertransport der linken Klappen verhindert hat; die ankerlosen rechten Klappen sind dagegen von der Strömung weiter geführt worden, und man trifft dann in größerer oder geringerer Entfernung auf eine Stelle, wo die rechten Klappen in der überwiegenden Mehrzahl vorhanden sind, während die linken dagegen ganz zurücktreten. Da die Fracht leerer, getrennter Muschelschalen mit der Wölbung nach oben und dem Boden entlang erfolgt, so ist diese Sonderung in linke und rechte Klappen nach bestimmten Fundplätzen eine Erscheinung, die auch das getrennte Vorkommen oder das isolierte Auftreten einer Klappe in gewissen Schichten erklärt.

Die Lage leerer, d. h. isolierter Muschelschalen bei der Einbettung ist in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die mit nach oben gerichteter Wölbung. Das ist ebensowohl auf dem Strande wie im stets untergetauchtem Gebiete der Fall, wo die Wasserbewegung eine starke ist. Nur im Spülsaum, der die obere Grenze der Wasserlinie bezeichnet, findet man die überwiegende Menge der ausgeworfenen Muscheln mit der Wölbung nach unten. Ganz regellos ist die Lage der Muschelschalen nur im „Schill", d. i. in der Muschelanhäufung, wo Schale an Schale

fast ohne Beimischung von Sediment zusammengespült ist, und die gleiche Erscheinung ist auch auf Geröllboden zu beobachten. Im Verhältnisse zum Spülsaum und zum Schill überwiegt jedoch das Gebiet, in dessen Bereich die Schalen mit der Wölbung nach oben zu liegen kommen, weitaus, und diese Beobachtung hat schon Wirtgen und Zeiller (1854) in die Lage versetzt, im rheinischen Devon aus der mehrere Kilometer weit anhaltenden Lagerung der Pterineaschalen mit der Wölbung nach unten auf den Schichtflächen den Nachweis zu führen, daß diese Schichten nicht mehr in normaler Lage stehen, sondern überkippt sind. Auch im deutschen Muschelkalk sind neben den enger begrenzten Schillen fast ausschließlich Schichtflächen zu beobachten, auf denen die Schalen mit der Wölbung nach oben liegen, wie dies durchaus den Verhältnissen des heute der Beobachtung zugänglichen Meeresbodens entspricht. Das häufige Auftreten von Gryphaea (Fig. 239) und Exogyra (Fig. 240) mit der Wölbung nach unten ist jedoch dadurch zu erklären, daß diese Lage die Normallage der lebenden, frei auf dem Boden liegenden Tiere war und durch die Gewichtsverhältnisse der Schale bedingt ist.

XII. Erhaltungszustand der fossilen Muscheln. Bei der leichten Zerstörbarkeit der Weichteile der Lamellibranchiaten können wir nur ausnahmsweise unter günstigen Fossilisationsbedingungen wichtige Aufschlüsse über die innere Organisation der fossilen Muscheln erhalten; was erhalten blieb, sind ausschließlich die aus kohlensaurem Kalk (vorwiegend Aragonit) bestehenden Hartteile der Schale. Aber auch die Kalkschalen sind in einzelnen Gesteinen, so namentlich in sandigen Gesteinen, die den Zirkulationsgewässern Zutritt und somit der in ihnen befindlichen Kohlensäure eine leichtere Angriffsmöglichkeit gewähren, als dies in kalkigen oder tonreichen Gesteinen der Fall ist, zuweilen aber auch in Kalksteinen (Fig. 224) aufgelöst worden. So ist in vielen Gesteinen von den fossilen Muscheln nicht einmal mehr die Schale, sondern nur die erhärtete Füllmasse im Innern beider Schalen, der „Steinkern“ und der Außenabdruck übriggeblieben; in manchen Fällen läßt sich jedoch (z. B. im miozänen Leithakalk des Wiener Beckens, in den oberjurassischen Korallenkalken von Ernstbrunn in Niederösterreich [Fig. 224] usw.) z. B. durch einen Gips-, Kitt- oder Guttaperchaabdruck das Bild der zerstörten Schale mit allen Einzelheiten der Skulptur wiederherstellen. Die aus Kalkspat bestehenden Schalen von Austern (Ostrea) und Kammuscheln (Pecten) trotzen den Angriffen der im Gesteinswasser zirkulierenden Kohlensäure und sind daher auch in jenen Gesteinen erhalten geblieben, in denen die Aragonitschalen der übrigen Muscheln aufgelöst worden sind.

Fig. 224. Steinkern von Diceras, aus dem tithonischen Korallenkalk von Ernstbrunn (Niederösterr.), ½ nat. Gr. (Orig.)

Nur in sehr seltenen Fällen ist die natürliche Färbung fossiler Muscheln trotz der chemischen Veränderungen während des Fossilisationsprozesses wenigstens andeutungsweise zu erkennen. Beispiele dafür finden sich bei fossilen Muscheln aus dem Eozän des Pariser Beckens und dem Miozän des Wiener Beckens und Siebenbürgens. Die rostbraune bis tief blauschwarze Färbung, die man an ausgeworfenen,

losen Schalen am Meeresstrande beobachten kann, ist eine Folge des längeren Liegens im dunklen, an verwesenden Substanzen reichen Uferschlamm oder an dessen durch Oxydation braun gefärbter Oberfläche; sie geht bei der Fossilisation verloren. Die Blaufärbung der Pecten- und Austernschalen in gewissen Gesteinen (z. B. im miozänen Leithakalk des Wiener Beckens) ist sekundärer Natur.

Einen eigentümlichen, aber seltenen Erhaltungszustand fossiler Muscheln bilden die „Skulptursteinkerne". Sie zeigen nicht nur, wie andere Steinkerne, den Abdruck der Innenseite der Muschelschale, sondern diesem ist auch noch der Abdruck der Außenseite der Muschelschale mit ihrer Skulptur aufgeprägt. Die Entstehung derartiger Doppelabdrücke auf einem Steinkern scheint in eine Zeit zurückzureichen, in der das Gestein noch plastisch war, die Auflösung der Schale jedoch schon während dieser Zeit erfolgte, so daß der Außenabdruck dem Innenabdruck aufgepreßt werden konnte.

Zuweilen sind die Schalen fossiler Muscheln verkieselt (wie im Korallenkalk von Nattheim in Schwaben und in der Schreibkreide von Rügen); in tertiären und eiszeitlichen Sandablagerungen von grobem Korn sind sie meist weich und kreidig und zerbröckeln in der Regel beim Versuche, sie aus dem Gestein zu befreien. Man kann der Zerstörung durch ein Bloßlegen der Schalen und ihre Bestreichung mit einer Lösung von Gummi arabicum oder einer dünnen Schellacklösung begegnen, wodurch sie gehärtet und leicht abgehoben werden können.

XIII. Geologische Verbreitung. Im Vergleiche zu dem außerordentlich reichen Muschelleben des heutigen Meeresstrandes, an dem sich die Hauptentfaltung der Muschelfauna in der Laminarien- und Korallinenzone abspielt (vgl. oben), sind die ältesten fossilführenden Formationen relativ sehr arm an Muscheln. Obwohl wir aus dem Kambrium zahlreiche Ablagerungen aus größerer und geringerer Küstennähe und in verschiedenster fazieller Ausbildung kennen, treten die Muscheln in diesen Bildungen zuerst nur als große Seltenheiten auf; erst im oberen Kambrium tritt uns eine aber immer noch sehr artenarme Muschelfauna aus marinen Seichtwasserbildungen entgegen. Auch die Strandablagerungen der Silurmeere sind arm an Muschelresten, während sich in den strandferneren Kalken dieser Formation stellenweise reiche Muschelfaunen vorfinden. Die Mehrzahl der kambrischen Lamellibranchiaten gehört zu der Stammgruppe der Palaeoconchae, neben denen (?) die ersten Taxodonten auftreten; im Silur finden wir neben zahlreichen Palaeoconchae die ersten seltenen Heterodonten von primitivem Charakter, echte Taxodonten, sowie desmodonte Typen; auch sinupalliate Typen treten uns schon hier entgegen. Die Art des geologischen Auftretens ist somit eine Stütze der Neumayrschen Auffassung der Palaeoconchae als Stammgruppe der jüngeren Bivalvenstämme.

Bleiben im Silur die weiten Lebensräume, die das küstennahe Seichtwasser darstellt, mit wenigen Ausnahmen sehr arm an Muscheln, so finden wir in entsprechenden Ablagerungen der Devonformation bereits eine reiche Bivalvenfauna vor. Es scheint daher der Schluß berechtigt zu sein, daß erst in dieser Zeit die Eroberung der submarinen Küstenstriche durch das Heer der Zweischaler erfolgte und daß ihr Entstehungszentrum in den ruhigen Kalkschlammgründen, nicht aber in den Gebieten stärker bewegten Wassers der Küstenlinie zu suchen ist. Auch in der Devonzeit sind die später zu Kalksteinen erhärteten

Kalkschlammgründe, die das Hauptlebensgebiet der damaligen Cephalopoden darstellen, die Heimat der zartschaligen Palaeoconchae (z. B. Cardiola, Buchiola), die stellenweise, wie die „Leitmuschel" Cardiola interrupta (Fig. 225) im Obersilur in enormer Häufigkeit auftraten. In Riffbildungen der Devonzeit finden sich dickschalige Megalodonten (Devon der Eifel und von Paffrath), wie Megalodus abbreviatus (Fig. 226 A), die in der Triaszeit mit stattlichen Formen die Blütezeit erleben (Fig. 226 B). In dieser Zeit (Devon des rheinischen Schiefergebirges, Devon Nordamerikas) erscheinen auch die ersten Brackwasser- und Süßwasserformen aus der Gruppe der Anthracosiiden, die allerdings erst später mit der karbonischen Anthracosia acuta (Fig. 228) und der im unteren Rotliegenden weit verbreiteten Anthracosia carbonaria (Fig. 227) in größeren Massen auftreten.

Fig. 225. Cardiola interrupta Sow., ein weit verbreitetes Leitfossil des Obersilurs. Nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

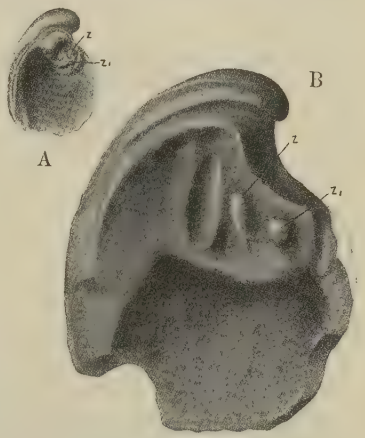


Fig. 226. Oben: Megalodus abbreviatus Schl.; Mitteldevon der Eifel. Unten: Megalodus ampezzanus Hoern., Dachsteinkalk (obere Trias) Südtirols. Z, Z_1: Schloßzähne, $^2/_5$ nat. Gr. (Nach *F. Frech.*)

In der Steinkohlenformation und im Perm nimmt das Bivalvenleben in den strandnahen Gebieten sichtlich zu, während die strandferneren Ablagerungen nur verarmte Muschelfaunen enthalten. In den letzteren sind besonders verschiedene Vertreter der Aviculiden sehr häufig zu finden, wie die kleine Pseudomonotis speluncaria (Fig. 229), deren Verwandte jedoch erst in der Trias (z. B. Monotis salinaria, Fig. 230) in großen Mengen und weiter geographischer Verbreitung erscheinen.

Seit der Steinkohlenformation nimmt die Entfaltung des Stammes der Heterodonten bis zur Gegenwart schrittweise zu. Einzelne Familien und selbst größere Gruppen, wie z. B. die riffbewohnenden Pachyodonta,

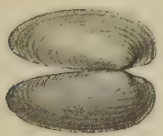


Fig. 227.

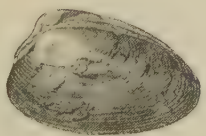


Fig. 228.

Fig. 227. Anthracosia carbonaria Goldf., aus den kohlenführenden Schichten des unteren Rotliegenden Deutschlands. Fig. 228. Anthracosia acuta King, aus den Zwischenschichten der Steinkohlenflöze (Karbon) von Essen. (Nach *E. Fraas.*)

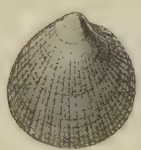


Fig. 229. Pseudomonotis speluncaria Schloth., aus dem Permischen Zechstein Deutschlands. (Nach *E. Fraas.*)

zu welchen die Diceraten, Requienien, Capriniden und Rudisten gehören, sind mit Ausnahme der noch heute lebenden Gattung Chama erloschen; ihre Blütezeit fällt in die Kreideformation. Auch die Familie der Ostreidae (Austern) bildet ein Beispiel dafür, daß einzelne Stämme den Höhepunkt ihrer Entwicklung bereits überschritten haben und sich im Niedergange befinden. Ein weiteres Beispiel sind die Trigoniiden, die auf silurische Formen zurückverfolgt werden können, im Jura und in der Kreide mit sehr zahlreichen Arten die Blütezeit erreichen und

heute bis auf kümmerliche Überreste im Seichtwasser des Gebietes von Neuseeland erloschen sind. Auch die Familie der Kammuscheln (Pectiniden) ist seit dem Tertiär im Rückgang begriffen.

Die weite geographische Verbreitung und (in geologischem Sinne) kurze Lebensdauer mancher Gattungen und Arten macht die fossilen Muscheln in hohem Maße geeignet, als „Leitfossilien" zur Altersbestimmung der Gesteine zu dienen, wie z. B. die Rudisten, Requienien, Capriniden, Diceraten, Trigonien, Megalodonten, Inoceramen, Aucellen usw.

Obwohl sich die marinen Muscheln infolge des planktonischen Larvenlebens auf die ihnen zusagenden Lebensräume (Riffe, Felsküste, Sandküste, Schlammboden) weithin verstreuen können, so machen sich doch die Temperatureinflüsse auf ihre Verbreitung sehr deutlich bemerkbar. Während die Muschelfauna der Ostsee ihr eigenartiges Gepräge dem geringeren Salzgehalt verdankt, machen sich bei der Verschiedenheit der Muschelfaunen der Nordsee im Vergleiche zu der Fauna der südlicheren Teile des Atlantik nur thermische Einflüsse geltend. Bei vereinzelten Formen reicht das Verbreitungsgebiet von Süden aus bis in den Ärmelkanal hinauf, wie dies auch bei einzelnen Gastropoden der Fall ist; dagegen finden wir an den Küsten Portugals bereits andere, nur auf südlichere Breiten beschränkte Typen. Das Mittelmeer beherbergt noch heute eine kleine Zahl von Arten, die sonst nur mehr in tropischen Gewässern auftreten, wie Panopaea glycimeris. Im Vergleiche zu der miozänen Mittelmeerfauna, die sich längs der Küsten der mitteleuropäischen Inselwelt der Miozänzeit ausdehnte, erscheint jedoch heute die mediterrane Muschelfauna arm an Warmwassertypen.

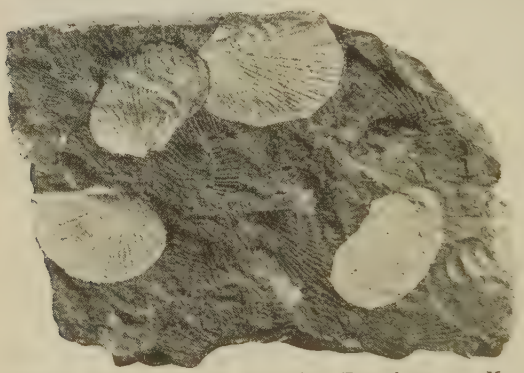


Fig. 230. Schichtfläche mit zahlreichen Exemplaren von Monotis salinaria Schloth., aus der oberen Trias von Baluchistan, in ½ nat. Gr. Die vollständigeren Schalen sind durch weißen Farbanstrich bezeichnet. (Nach *C. Diener*.)

Daß derartige klimatische Unterschiede, wie sie heute die Unterschiede der marinen Bivalvenfaunen bedingen, auch in früheren Erdzeitaltern bestanden haben müssen, zeigt die geographische Verbreitung der Rudisten während der oberen Kreideformation. Während sie im mediterranen Gürtel volle Entwicklung und stattliche Größe aufweisen, wie z. B. noch in der Gosaukreide der Nordalpen, sind sie in den nördlicheren Meeren, wie Funde aus Böhmen, Norddeutschland, England und Schweden lehren, nur als krüppelhafte, wenige Zentimeter hohe Zwergformen vertreten gewesen, ohne eine Bedeutung als Riffbauer wie in der typischen Rudistenkreide Südeuropas zu erlangen. Ebenso finden wir auch südlich dieses mediterranen Gürtels in Ostafrika und Südafrika derartige Krüppelformen (Fig. 231). Daß hier Temperaturunterschiede die Ursache sein müssen, geht auch aus den verkrüppelten Korallen und Crinoideen der englischen Kreidebildungen hervor.

Andererseits lassen sich aus der ehemaligen geographischen Verbreitung von Kaltwasserformen (borealen Typen) Wanderungen von

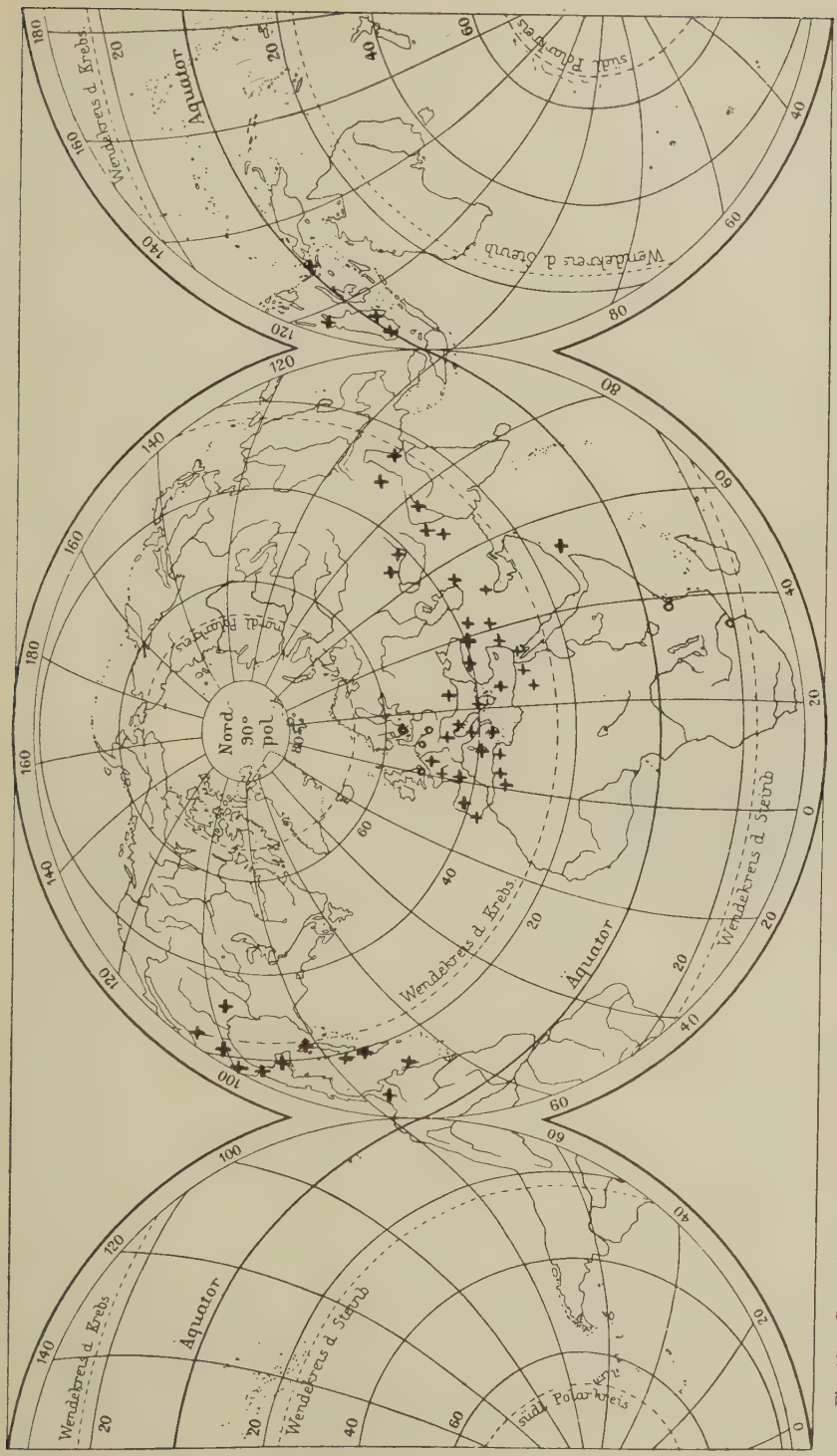


Fig. 231. Geographische Verbreitung der Rudisten. + = Fundstellen von Rudisten in normaler Ausbildung, ○ = Fundstellen von Krüppelformen. (Nach *E. Dacqué.*)

Muscheln feststellen, die unter dem Einflusse eines kälteren Klimas erfolgten. In den jungen Meeresablagerungen am Fuße des Monte Pellegrino bei Palermo, die über den Schichten des obersten Pliozäns liegen, finden wir eine reiche Bivalvenfauna, die mehrere boreale Formen, „nordische Gäste des Mittelmeeres", enthält, wie Pectunculus glycimeris, Mya truncata, Panopaea norvegica und Saxicava arctica. Diese Einwanderung in das Mittelmeer ist in der Eiszeit erfolgt, in deren Verlauf sich auch die Temperatur des Atlantik und des Mittelmeeres bedeutend abkühlte. Cyprina islandica (Fig. 232) ist früher allgemein als eine in der Eiszeit von Norden her in das Mittelmeer eingewanderte Art angesehen worden; doch tritt sie im Mittelmeer wie in England bereits im älteren Pliozän auf und kann daher nicht als „nordischer Gast im Mittelmeer" gelten. Heute erreicht diese Art, die aus dem Mittelmeere verschwunden ist, die Nordgrenze ihrer Verbreitung im Weißen Meere, der Murmanküste, nördlich von Island bis zur Neufundlandbank und im Südteile der St. Lawrencebucht. Da sich anderseits fossile Schalen dieser Muschelart in Südgrönland gefunden haben, so kann daraus auf eine wärmere Zwischeneiszeit geschlossen werden, die dem Tiere das Leben in höheren Breiten ermöglichte als heute. Hingegen beweist wieder das Vorkommen der borealen, nur in einem Wasser von $-2{,}6°$ bis $-2{,}5°$ lebenden Yoldia arctica (Fig. 233) in eiszeitlichen Ablagerungen Grönlands, Schwedens, ja südlich bis Westpreußen, daß das Eismeer oder „Yoldiameer" weit nach Süden reichte, und daß der spätere Rückzug dieser Muschel nach dem Norden als eine Folge der Wiederkehr eines wärmeren Klimas anzusehen ist.

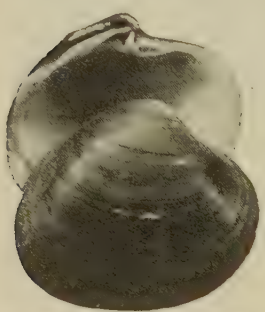


Fig. 232. Cyprina islandica, von der Küste Norwegens. $^1/_2$ nat. Gr. (Orig.)

In einigen Fällen läßt sich nachweisen, daß sich gewisse Gattungen hinsichtlich ihrer Lebensweise nicht so streng konservativ verhalten, wie dies für die Mehrzahl der Muscheln die Regel ist, sondern daß sie ihren Aufenthaltsort im Laufe der Erdgeschichte geändert haben. Dies ist z. B. der Fall bei der Gattung Pholadomya, die früher in seichteren Regionen lebte und sich seit dem Tertiär immer mehr in die tieferen Schlammgründe des Meeres zurückzieht, wobei die Schalen zarter geworden sind; heute sind nur mehr zwei Arten am Leben, die in der Tiefsee zu Hause sind. Das Leben auf den Schlammgründen der Tiefsee wirkt ähnlich wie das Leben in borealen Regionen; neben der Dünnschaligkeit und geringen Größe der Schale tritt auch der Verlust des Glanzes und der bunten Farben ein.

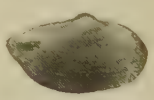


Fig. 233. Yoldia arctica Gray, Grönland. — Nat. Gr. (Orig.)

XIV. Einige Beispiele fossiler Muscheln. 1. Megalodus. (Fam. Megalodontidae; heterodont, dimyar, integripalliat.) Die Gattung Megalodon (= Megalodus), die in der oberen Trias der Alpen sehr häufig auftritt (Fig. 226, B), namentlich im Dachsteinkalk (daher „Dachsteinbivalve"), erscheint zuerst mit allen Merkmalen der späteren Typen bereits im Devon (Fig. 226, A), ist aber aus der Karbon- und Permformation bisher nicht nachgewiesen. Die beiden Klappen sind meist gleich groß und symmetrisch geformt und besitzen ein auffallend starkes Schloß, das aus zwei Hauptzähnen und je einem vorderen und hinteren

Seitenzahn besteht. Daneben kommen aber auch asymmetrische Arten vor wie in der oberen Trias des Bakonyerwaldes in Ungarn. Einzelne Arten erreichen beträchtliche Größe. Im Jura werden die Megalodontiden durch die Gattung Pachyerisma vertreten.

Mit den Megalodontiden sind die Diceratiden des Jura und der Kreide, denen sich in der Kreide die noch heute lebende Gattung Chama anschließt, nahe verwandt und wahrscheinlich aus ihnen hervorgegangen. Alle Gattungen der beiden Familien sind entweder Bewohner von Korallenriffen oder leben wenigstens in stark bewegten Gewässern des Küstensaumes. Die Diceratiden besaßen sehr dicke, ungleichklappige Schalen; in den Jurakalken von Kelheim, Ernstbrunn in Österreich, Nikolsburg und Stramberg in Mähren sind die Reste dieser Muscheln sehr häufig, aber meist nur in Gestalt von Steinkernen erhalten (Fig. 224). Bei der mit den Diceraten verwandten Gattung Requienia ist die im Wirbel stark spiralig eingerollte, festgewachsene linke Klappe bedeutend größer als die obere, rechte Klappe; bei der Gattung Monopleura ist die kleinere Klappe bereits deckelförmig, hier ist aber nicht die linke, sondern die rechte Klappe festgewachsen.

Fig. 234. A: Linke Klappe (Deckel) von Hippurites radiosus Desm., aus der Oberkreide der Charente, Frankreich, von der Seite gesehen. Auf dem vorderen Schloßzahn (in der Figur rechts) ist die polsterförmige Anheftungsstelle des Schließmuskels sichtbar; die beiden kürzeren Zähne links sind die beiden hinteren Schloßzähne. B: Ansicht der unteren, rechten Klappe von oben. Die (schwarz gehaltenen) Öffnungen entsprechen den Schloßzähnen, die größte davon dem vorderen, die beiden nebeneinanderliegenden kleineren den hinteren Zähnen. Die Partie außerhalb der vorderen Schloßzahngrube und das ovale Feld unter derselben bezeichnen die Ansatzstellen des Schließmuskels.

2. Hippurites. (Fam. Rudistae; heterodont, dimyar, integripalliat.) Die Verbindung der beiden Klappen erfolgt nicht durch ein Scharniergelenk wie bei der überwiegenden Mehrzahl der Bivalven, sondern dadurch, daß die obere, deckelförmig umgestaltete, linke Klappe mit sehr langen, keilförmigen Schloßzähnen in entsprechende Gruben der rechten Klappe eingreift (Fig. 234) und alle Teile der oberen Klappe gleichhoch über die Unterklappe emporgehoben wurden, wenn die beiden Schalen sich öffneten, wobei das Ligament keine Rolle spielte und rudimentär wurde; wie die Öffnung der Klappen zustande kam, ist noch nicht aufgeklärt. Vielleicht wurde die deckelförmige, obere Klappe durch Schwellung des gefäßreichen Mantels in die Höhe gedrückt. Bei den Gattungen Joufia und Barettia fand ein Durchwachsen des Mantels durch die Schale statt, wobei es bei Barettia zu einer Auflösung der Schale in nebeneinanderstehende Pfeiler kam (über die Riffbildung durch Rudisten vgl. oben S. 152 und über die geologische und geographische Verbreitung S. 162).

3. Trigonia. (Fam. Trigoniidae; schizodont, dimyar, integripalliat.) Die durch eine Teilung des Hauptzahnes der linken Klappe gekennzeichneten Gattungen dieser Familie lassen sich bis in das Devon

zurückverfolgen, wo die Gattungen Schizodus (Devon bis Perm) und Myophoria (unteres Devon bis obere Trias) häufig waren; die letztere Gattung war in der Trias sehr häufig. Ihre Schale war entweder glatt oder sehr einfach verziert (Fig. 235), doch tritt in der obersten Trias (im Rhät Deutschlands) bereits eine Art auf, Myophoria postera (Fig. 236), die in ihrer Skulptur und dem Gegensatz derselben auf dem großen Vorderfeld und dem durch eine vom Wirbel herabziehende Kante begrenzten Hinterfeld zu der Gattung Trigonia hinüberleitet. Die Schalen der Trigonien sind meist mit Knoten und kräftigen Leisten bedeckt, wie Trigonia navis (Fig. 237) und T. costata (Fig. 238) des deutschen Jura zeigen.

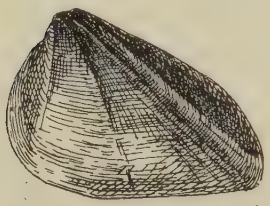


Fig. 235. Myophoria Kefersteini Mstr., aus der oberen Trias von Raibl (Kärnten). Nat. Gr.

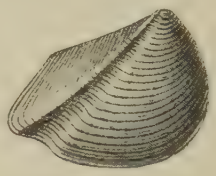


Fig. 236. Myophoria postera Quenstedt, aus der obersten Trias (Rhät) Deutschlands. Nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

4. Gryphaea. (Fam. Ostreidae; dysodont, monomyar.) Diese Austerngattung ist für die Juraschichten sehr bezeichnend. Sie ist gekennzeichnet durch die starke Größenverschiedenheit der beiden Klappen, deren linke sehr stark gewölbt ist, während die rechte einen flachen oder eingesenkten Deckel bildet. Der Wirbel der gewölbten Klappe ist eingerollt, doch erfolgt die Einrollung in der Symmetrieebene beider Klappen, während bei der verwandten Exogyra die Wirbel aus der Symmetrieebene herausgedreht und stärker als bei Gryphaea eingerollt erscheinen. Die große Klappe der Gryphaeen war entweder aufgewachsen

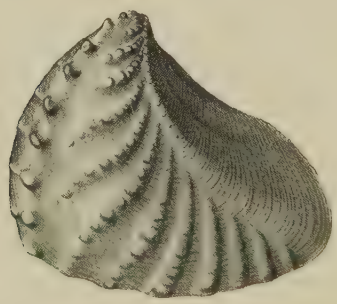


Fig. 237.

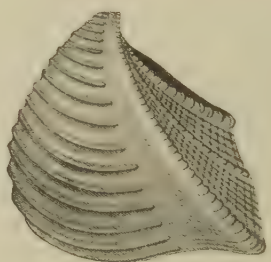


Fig. 238.

Fig. 237. Trigonia navis Lamk., ein Leitfossil aus dem unteren Dogger (Opalinustone) Deutschlands, in ¾ nat. Gr. Fig. 238. Trigonia interlaevigata Quenst. (aus der Gruppe der Tr. costata Park.), aus dem oberen Dogger Deutschlands (Parkinsoni-Schichten), in ¾ nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

oder (namentlich im späteren Lebensalter) frei, so daß das Tier eine Lebensweise wie die stark ungleichklappigen Pectiniden (Fig. 201) geführt zu haben scheint. Gryphaea arcuata (Fig. 239) ist ein Leitfossil des unteren Lias, und wird in höheren Horizonten dieser Abteilung der Juraformation durch andere Arten vertreten. Die Gattung Exogyra findet ihre Blütezeit im oberen Jura und in der Kreide; E. columba Sow. (Fig. 240 A) ist ein wichtiges Leitfossil der oberen Kreide Sachsens und Böhmens, E. Couloni d'Orb. ein Leitfossil des norddeutschen und alpinen Neokoms (Fig. 240, B). Der Unterschied von Gryphaea liegt in der asymmetrischen Einrollung der Wirbel beider Klappen bei Exogyra.

5. Heterostrea. (Fam. Ostreidae; dysodont, heteromyar.) Daß die Austern von dimyaren Formen abstammen und daß das alleinige

Vorhandensein des hinteren Schließmuskels durch die Reduktion des vorderen zu erklären ist, geht aus dem Verhalten der beiden Muskeleindrücke bei einer zum Stamme der großen, dickschaligen Gattung Crassostrea gehörigen Form aus dem Jura Südamerikas hervor (Fig. 223). Undeutliche Spuren eines hochgradig reduzierten vorderen Schließmuskels sind auch bei Gryphaea arcuata zuweilen zu beobachten. Aus der Gattung Heterostrea entwickelte sich in der Kreideformation die Gattung Crassostrea, welcher die Riesenauster des Miozäns, C. crassissima (Fig. 241) sowie die noch lebende C. virginica angehören.

6. Inoceramus. (Fam. Pernidae; dysodont, heteromyar, integripalliat.) Die Familie der Perniden ist durch die eigentümliche Ausbildung des Ligamentverbandes beider Klappen gekennzeichnet (vgl. oben, S. 145). Die schon im Perm auftretende, aber noch bis zum Alttertiär lebende Gervilleia ist der älteste Vertreter der Familie, dem sich die noch lebende Gattung Perna sowie die in der Kreideformation eine hohe Blüte erreichende Gattung Inoceramus (Fig. 242) anschließen. Einzelne Arten wie Inoceramus salisburgensis aus dem Kreideflysch von Salzburg erreichten einen Durchmesser von fast einem halben Meter und sind die größten bisher bekannten fossilen Bivalven. Ihre Schale war sehr flach und mit starken konzentrischen Ringen verziert. Die meisten Arten dieser Gattung, welche den Ausgang der Kreidezeit nicht überlebte, sind gute Leitfossilien für die einzelnen Horizonte der Kreideformation.

Fig. 239. Gryphaea arcuata Lamk., ein häufiges Leitfossil des unteren Lias (α) Südwestdeutschlands. ¾ nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

7. Congeria. (Fam. Dreissensidae; dysodont, heteromyar, integripalliat.) Die Gattung Congeria besitzt in den pliozänen Schichten Osteuropas eine weite Verbreitung und tritt hier in zahlreichen Arten auf,

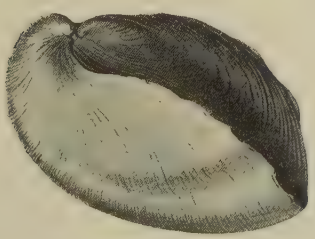


Fig. 240 A. Exogyra columba Sow., ein häufiges Leitfossil der oberen Kreide (Cenoman) Böhmens und Sachsens, in ¾ nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

Fig. 240 B. Exogyra Couloni d'Orb, ein wichtiges Leitfossil des alpinen und norddeutschen Neokoms. (Nach *E. Fraas.*)

die als gute Leitfossilien zu verwenden sind (Fig. 243). Die Gattung ist aus Dreissensia (noch lebend) im mittleren Tertiär entstanden. Eine dritte Gattung dieser Familie ist durch die Ausbildung einer Mantelbucht (zweifellos infolge sekundärer Annahme einer sandgrabenden Lebensweise) bemerkenswert (Dreissensiomya aus dem Pliozän Osteuropas). Das Lebensgebiet der Dreissensiiden sind das Süßwasser und Brackwasser.

8. Pterinea. (Fam. Aviculidae; taxodont, heteromyar, integripalliat.) Die beiden Schalen sind ungleichartig: die linke gewölbt, die

rechte flach. Das Band liegt in mehreren untereinander und zum Schloßrand parallelen Furchen; unter dem Wirbel sind Reste einer wahrscheinlich bei den Ahnen ausgedehnter gewesenen taxodonten Bezahnung in

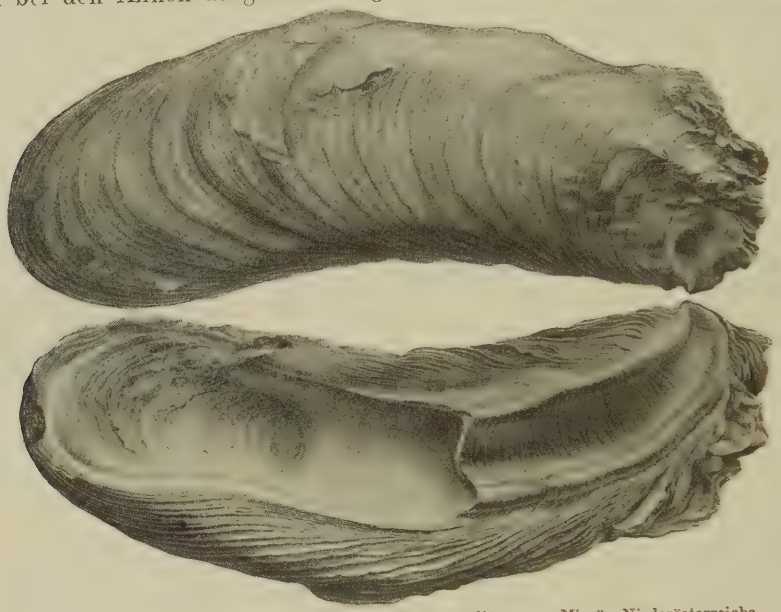


Fig. 241. Crassostrea crassissima Lam., aus dem mediterranen Miozän Niederösterreichs. $^2/_7$ der nat. Gr. (Nach *M. Hoernes.*)

Gestalt mehrerer kleiner Zähnchen sichtbar; daneben sind hinten einige schräge Seitenzähne vorhanden. Hinter dem Wirbel liegt eine große flügelartige Schalenverbreiterung, vor ihm ein kleines „Ohr". Die vom Silur bis zum Karbon verbreitete Gattung ist im Devon der Eifel (obere Koblenzschichten = oberes Unterdevon) durch Pterinea lineata Goldf. als Leitfossil vertreten (Fig. 244, A).

Fig. 242. Inoceramus Cripsi Mant., aus der oberen Kreide (Gosauschichten) der Gosau, Oberösterreich. *a* = linke Klappe von der Außenseite, *b* = dieselbe von der Innenseite; unter dem Wirbel zahlreiche Bandgruben sichtbar (vgl. S. 145). (Nach *K. A. Zittel.*)

Fig. 243. Congeria su globosa Partsch, aus dem unteren Pliozän von Brunn bei Wien. $^1/_3$ nat. Gr. (Nach *N. Andrussow.*)

An Pterinea gemahnt die Gattung Avicula (Devon bis Gegenwart), bei der die Schalen ähnlich gestaltet, aber bereits zahnlos (dysodont) geworden sind. Ein wichtiges Leitfossil ist Avicula contorta Portl. aus dem Rhät Deutschlands (Kössener Schichten der Alpen), eine kleine, aber sehr verbreitete Form (Fig. 244, B).

9. Monotis. (Fam. Aviculidae; dysodont, heteromyar, integripalliat.) In der Trias begegnen wir stellenweise massenhaften Anhäu-

fungen (Fig. 230) von sehr flachen, gleichklappigen, zartschaligen Bivalven, die der Gattung Monotis eingereiht werden. Sie finden sich fast ausschließlich in kalkigen Gesteinen und daraus ist wohl der Schluß zu ziehen, daß die Kalkschlammböden in ruhigem, verhältnismäßig tiefem Wasser die Aufenthaltsorte dieser Bivalven gewesen sind. Auch im weißen Jura Deutschlands sind einzelne Schichten von den Schalen solcher Monotisarten erfüllt, die durch den Besitz zahlreicher, dünner Rippen und eines kurzen Hinterflügels (Ohres) gekennzeichnet sind und sich dadurch von der sonst ähnlichen Gattung Halobia (mit bündelartig vereinigten Rippen und langem Hinterflügel) unterscheiden. Mit Halobia ist die Gattung Daonella nahe verwandt; auch sie tritt in der Trias der Alpen stellenweise in ungeheueren Mengen auf und ist bis nach Spitzbergen und Neuseeland verbreitet.

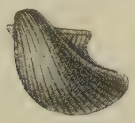


Fig. 244 A. Pterinea lineata Goldf., aus den oberen Koblenzschichten (oberes Unterdevon) Deutschlands. (Nach *E. Fraas.*)

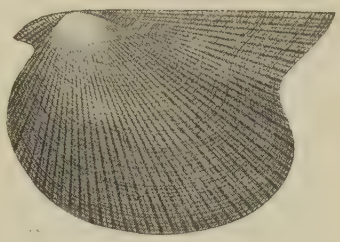


Fig. 244 B. Avicula contorta Portl., aus dem Rhät Deutschlands und den Kössener Schichten der Alpen. (Nach *E. Fraas.*)

Die genannten Gattungen gingen aus primitiveren Aviculiden hervor, unter denen einzelne Gattungen kurzlebige und darum als Leitfossilien wertvolle Arten umfassen. Zu nennen sind hier die Gattungen Pseudomonotis (vom Devon bis zur Kreideformation), eine durch kurzen Schloßrand und kleine Ohren gekennzeichnete Gattung (Fig. 229); Aucella (hauptsächlich im oberen Jura und in der Kreide Nordeuropas verbreitet und davon zu verschiedenen Zeiten in die peripheren Gebiete ausgewandert) ist durch starke Entwicklung der Wirbelregion der linken Klappe und stark verkürzten Schloßrand kenntlich (Fig. 244 C); die Gattung Posidonomya (Devon bis Jura, vielleicht schon im Silur) enthält mehrere Leitarten, so eine des unteren Karbons (P. Becheri, Fig. 245), des oberen Lias (P. Bronni) und des braunen Jura (P. Buchi). Posidonomya Bronni bedeckt mitunter zu vielen Hunderten die Schichtflächen der nach ihr benannten schwarzen Schiefer des Oberlias Schwabens, die durch die Ichthyosaurierfunde berühmt sind.

Fig. 244 C. Aucella okensis Pavl., Unterneokom von Pekhorka (Gouv. Simbirsk.), Rußland. ½ nat. Gr. (Nach *A. P. Pavlow.*)

Klasse: Gastropoda.

I. Körper. Der wichtigste Unterschied der Gastropoden gegenüber den Lamellibranchiaten besteht darin, daß der nicht durch eine zweiklappige, sondern einheitliche, meist spiral eingerollte und in der Regel asymmetrische Schale geschützte Körper einen wohlentwickelten Kopf besitzt, der nur selten eine Rückbildung erfährt.

Die dorsale Seite des Körpers ist in der Regel in einen hohen Sack verlängert; an dessen Vorderseite (Fig. 246) findet sich eine tiefe, taschen-

artige Höhlung, die Mantelhöhle. Der hintere Teil des Körpers bildet einen Sack, der die Hauptmasse der Eingeweide umschließt, während die untere Hälfte des Körpers fast keine Eingeweide enthält, so daß wir den hinteren Teil des Körpers als den „Eingeweidesack" und den unteren als den „Unterkörper" bezeichnen. Der meist deutlich entwickelte Kopf trägt Augen, die in der Regel auf Stielen sitzen. Außer den Augen finden sich stielförmige Tentakel ausgebildet, die wahrscheinlich in erster Linie als Geruchsorgane dienen. Der Fuß, der mit seinem Vorderrande Geschmacksempfindungen wahrzunehmen vermag, stellt den Lokomotionsapparat des Tieres dar, ist auf der Unterseite, die als Kriechfläche dient, abgeplattet und sehr beweglich. In einigen Fällen wird er zu einem Schwimmorgan umgeformt (z. B. Atlanta), in anderen dient er als Grabwerkzeug (z. B. bei Natica) und in sehr seltenen Fällen vermögen die Tiere (z. B. Strombus) trotz des mitunter beträchtlichen Schalengewichtes Sprünge auszuführen. Bei anderen (z. B. Patella) dient der Fuß als Haftscheibe und es ist ein Zug von 15 kg notwendig, um ein an den Felsen festgeheftetes Exemplar einer solchen flachschaligen Schnecke von ihrem Platze abzureißen.

Fig. 245. Posidonomya Becheri Br., ein wichtiges Leitfossil für das Unterkarbon (Kulm) von Nassau. (Nach *E. Fraas.*)

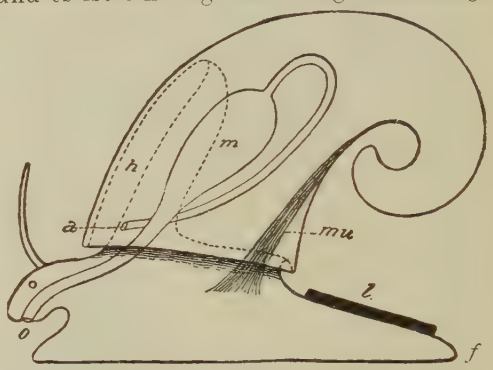


Fig. 246. Schematische Figur einer Schnecke, von links gesehen (Schale entfernt). *a* = After, *f* = Fuß, *h* = Mantelhöhle, *l* = Operculum, *m* = Magen, *mu* = Schalenmuskel, *o* = Mund. Die punktierte Linie bezeichnet die Grenze der Mantelhöhle. (Nach *J. E. V. Boas.*)

II. Schale und Schalenformen. 1. Allgemeines. Das Schneckentier scheidet an der Außenseite des Mantels eine kalkige Schale von außerordentlich verschiedener Form aus. Die Mannigfaltigkeit der Gehäuseformen wird noch durch die Ausbildung verschiedener Skulpturen wie Rippen, Streifen, Knoten, Stacheln usw. vermehrt, so daß wir eine ungeheure Zahl lebender und fossiler Arten, zumeist nur auf Grund der Schalenformen, unterscheiden. Die Mehrzahl der Arten gehört der Gruppe der Vorderkiemer (Prosobranchia) an.

2. Struktur. Die Gastropodenschale besteht aus Aragonit; ihre Hauptschichte (die „Porzellanschichte") ist aus drei Lagen von Aragonitprismen zusammengesetzt, deren Achsen untereinander parallel liegen, aber mit den Prismenachsen der Nachbarschichte einen rechten Winkel einschließen. Bei primitiveren Formen findet sich außerdem eine innere „Perlmutterschichte" ausgebildet, die meist aus dünnen, zur Manteloberfläche parallelen Kalkblättern besteht, mitunter aber der Porzellanschichte durchaus ähnlich wird. In den meisten Fällen ist auch eine unverkalkte Epidermis vorhanden, in welcher die oft prächtigen, fossil selten (S. 10) erhaltungsfähigen Farbstoffe abgelagert werden. Die Schale ist also in ähnlicher Weise wie bei den Bivalven aufgebaut.

3. Schalenwindung. Für die überwiegende Mehrzahl der Gastropoden ist die Windung der Schale zu einer mehr oder weniger turm-

förmigen oder kegelförmigen Spirale in hohem Grade bezeichnend. Über die Ursachen der durch diese Drehung der Schale herbeigeführte Asymmetrie des Schneckengehäuses ist noch nichts Sicheres ermittelt worden. Während einige Forscher die Asymmetrie als die Folgeerscheinung der Kriechbewegung betrachten, die wieder die asymmetrische Verlagerung und teilweise Reduktion der inneren Organe zur Folge hatte, betrachten andere eben die Asymmetrie der inneren Organe als das Primäre und die Ursache für die spiralige Aufrollung des Körpers, bzw. der Schale. Sicher ist es, daß jene Schnecken, die von der kriechenden Lebensweise zu einer schwimmenden übergegangen sind, wie die Gattung Atlanta (Fig. 247), ein durchaus symmetrisches, an gewisse Ammonitenschalen (z. B. Oppelia, Oxynoticeras, Amaltheus) in hohem Grade erinnerndes Gehäuse erworben haben, und daß die sessil gewordenen Typen, die in ihrer Jugendzeit noch frei herumkriechen und erst in späterem Lebensalter festwachsen, die ersten Windungen in geschlossener oder loser Spirale aufgerollt zeigen, während die späteren Windungen, die nach dem Anwachsen an den Meeresboden an feste Objekte auf dem-

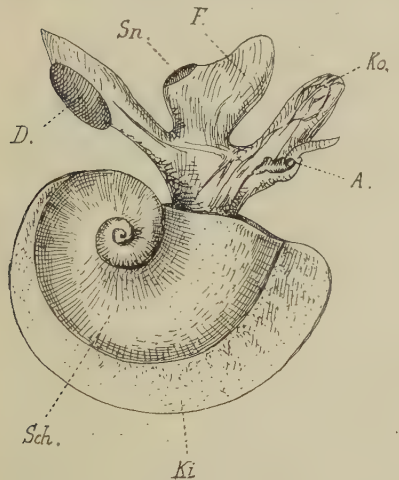


Fig. 247. Atlanta Peronii Less., etwa $^4/_3$ nat. Gr. *A* = Auge, *D* = Deckel (Operculum), *F* = Flosse, *Ki* = Kiel, *Ko* = Kopf, *Sch* = Schale, *Sn* = Saugnapf.

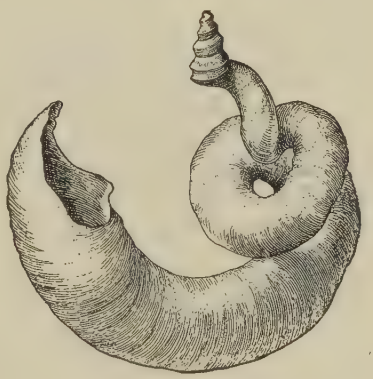


Fig. 248. Vermetus arenarius (Wurmschnecke). (Vom Tertiär bis zur Gegenwart.) (Nach *J. E. V. Boas.*)

selben gebildet werden, durchaus irregulär verlaufen (Fig. 248). Die fest an glatten Steinen oder in Vertiefungen derselben sitzenden und nur wenig beweglichen Napfschnecken wie Patella, die nächtliche Raubzüge ausführen, um dann wieder tagsüber unbeweglich an ihrem meist in stark brandendem Wasser gelegenen Wohnplatz zu verharren, sind in der Jugend spiral und asymmetrisch eingerollt und nehmen erst später, wenn sie schwerfälliger werden, die Napfform an (Fig. 249). Daß somit die Aufgabe der Kriechbewegung oder ihre Verminderung die Verwandlung des spiral eingerollten Gehäuses entweder in ein bilateral symmetrisches (Atlantatypus) oder ein napfförmiges, bilateral symmetrisches (Patellatypus) oder endlich ein ganz unregelmäßiges (Vermetustypus) bewirkt, beweist die Abhängigkeit der Schalenform von der Bewegungsart.

Sehr auffallend und noch nicht aufgeklärt ist die bei einigen Gattungen beobachtete Änderung der Drehungsrichtung der Windungen, wie dies z. B. das Gehäuse einer Turbonilla zeigt (Fig. 250), bei der die in der Jugend gebauten Windungen nach Erreichung eines bestimmten Alters sich plötzlich in eine ganz andere Richtung wenden und dann

wieder in regelmäßiger Spirale weiterwachsen. Die Drehungsrichtung erfolgt zumeist in der Weise, daß die Schale von der Spitze (der Embryonalschale) aus in der Richtung des Uhrzeigers weiterwächst; wenn wir eine solche Schale, die Mündung dem Beschauer zugekehrt, betrachten, so liegt die Mündung rechts von der Mittelachse des Gehäuses, und wir nennen daher eine solche Schale „rechtsgewunden", wenn dagegen die Windung in der entgegengesetzten Richtung erfolgte, so daß die

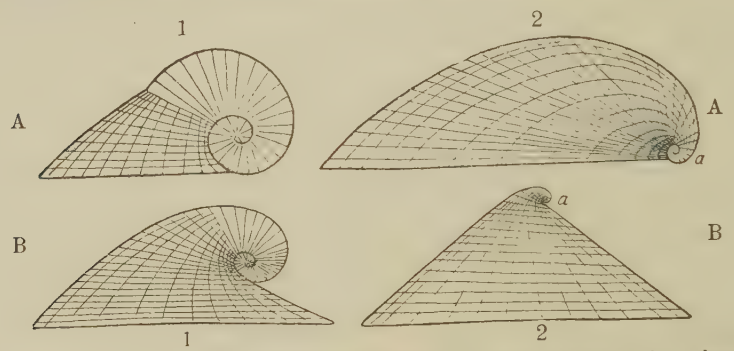


Fig. 249. A: Haliotis, B: Patella. Die linksstehenden Figuren (1: stellen jugendliche, die rechtsstehenden Figuren (2) erwachsene Schalen dar; alle Abbildungen sind von der Seite gesehen. In den ersten Jugendstadien wird die Schale spiralig eingerollt, später nimmt sie eine napfförmige Gestalt an und die ältesten Teile der Schale (*a*) werden bei Patella nach Durchlaufung des hier abgebildeten Stadiums B 2 auch noch abgeworfen. Die linksstehenden Figuren sind stark vergrößert. (Nach *A. Naef.*)

Mündung bei gleicher Orientierung des Gehäuses links von der Mittelachse zu stehen kommt, so bezeichnen wir eine solche Schale als „linksgewunden". Nahe verwandte Arten verhalten sich in dieser Hinsicht verschieden, und es kommen sogar innerhalb einer und derselben Art (wie bei Bulimus perversus, Fig. 251) sowohl rechts- als auch linksgewundene Gehäuse vor.

4. Benennung der einzelnen Schalenteile. Das Gehäuse oder „Gewinde" besteht aus einer wechselnden Zahl von Windungen oder „Umgängen", die selten frei liegen und sich nicht berühren, wie dies z. B. bei der mit Vermetus verwandten Gattung Siliquaria der Fall ist. In der Regel verhüllt jedoch ein Umgang einen größeren oder geringeren Teil des früheren Umgangs, und die Grenzlinie der beiden Windungen an der Außenseite des Gehäuses wird als „Naht" bezeichnet. Wenn die jüngeren Umgänge die älteren vollständig umschließen, so daß von ihnen nichts mehr sichtbar ist, wie z. B. bei der Gattung Cypraea, so spricht man von einem involuten Gehäuse.

Fig. 250. Turbonilla Euterpe Semp., mit quer aufgesetzten Embryonalwindungen, in $^{10}/_{1}$ nat. Gr.; aus dem Oberoligozän von Kassel. (Nach *Speyer.*)

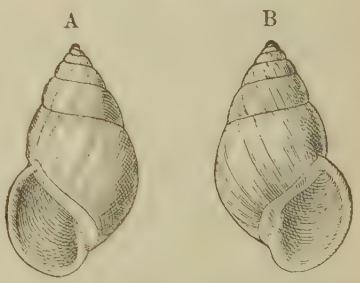


Fig. 251. Beispiel einer bald linksgewundenen, bald rechtsgewundenen Schnecke; zwei Individuen von Bulimus perversus, einer tropischen Landschnecke. (Nach *Martens.*)

Die Windungen umziehen in Schraubenform die kräftige Mittelachse, die „Spindel" oder „Columella" (Fig. 252), die dann entsteht, wenn sich die Umgänge in der Mittelachse des Gehäuses aneinanderlegen;

ist dies nicht der Fall, so entsteht eine von oben nach unten an Weite zunehmende, trichterförmige Höhlung zwischen den Innenwänden der Umgänge, die als „Nabel“ bezeichnet wird. Man unterscheidet diesen Nabel als „echten“ Nabel (Fig. 253) von der Vertiefung, die nur am letzten Umgang sichtbar ist und die als „falscher“ Nabel bezeichnet zu werden pflegt. Die Mündung wird einerseits von der Spindel oder im Falle ihres Fehlens von der Innenseite der letzten Windung begrenzt; der ganze Mündungsrand wird als „Mundsaum“ unterschieden. Ist die Mündung oval oder kreisförmig, so spricht man von einer „ganzen“, ist sie am Unterrande ausgeschnitten und in einen „Ausguß“ verlängert, von einer „ausgeschnittenen“ Mündung. Dieser Ausguß kann zuweilen, wie bei den „siphonostomen“ Gastropoden, in eine lange Röhre ausgezogen sein (Fig. 254). Durch diese Röhre tritt der „Sipho“ oder die Atemröhre aus und die Verlängerung des Siphonalrohrs (nicht zu verwechseln mit dem Sipho der Cephalopoden!) vermittelt den Verkehr zwischen dem freien Wasser

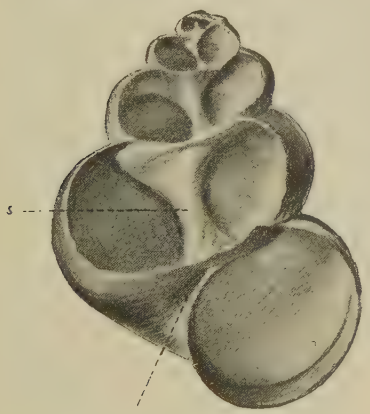


Fig. 252.

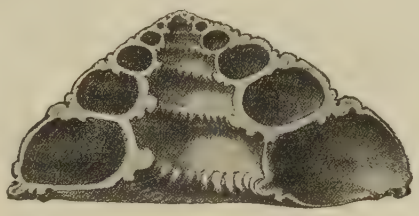


Fig. 253.

Fig. 252. Schale von Paludina, deren vordere Wand weggebrochen ist, um die *Spindel* (*s*) zu zeigen. *n* = „falscher“ Nabel. Fig. 253. Längsschnitt durch eine Schneckenschale mit sehr weitem „echten“ Nabel (*n*). *o* = Schalenmündung. (Nach *J. E. V. Boas.*)

und der Atemhöhle der Tiere; alle Formen mit langen Siphonen leben im Bodenschlamm eingegraben und stecken nur die Mündung des Siphonalrohres aus dem Boden heraus. Zum Unterschiede von den siphonostomen Gehäusen werden die Typen ohne Ausgüsse am Mundrande als „holostome“ Formen bezeichnet.

Bei verschiedenen lebenden und ausgestorbenen Gastropoden ist der Außenteil des Mundrandes in der Windungsrichtung nach hinten zu eingekerbt oder „geschlitzt“. Dies ist z. B. der Fall bei der Gattung Pleurotomaria (Fig. 261), die vom Kambrium bis zur Gegenwart verbreitet ist und somit einen außerordentlich konservativen Typus repräsentiert. Der Schlitz führt in die Mantelhöhle und an seinem hinteren Ende mündet der After nach außen. Nach H. Simroth ist diese eigentümliche Anpassung als eine Folge des terrestrischen Lebens der Vorfahren der schon im Kambrium marinen Pleurotomariiden anzusehen. Bei der in die Verwandtschaft von Pleurotomaria gehörenden Haliotis, dem bekannten „Seeohr“, ist der Schlitz nur in der Jugend geöffnet, wird aber beim Weiterwachsen in regelmäßigen Zwischenräumen von Schalensubstanz umrandet und so in eine Reihe von Löchern aufgelöst. Auch bei der flach napfförmigen Schale der zur sessilen Lebensweise übergegangenen Gattung Fissurella ist der Schlitz noch vorhanden.

Die Schale sehr vieler Gastropoden kann bei Annäherung von Feinden durch einen kalkigen Deckel, das „Operculum“ verschlossen

werden, das auf dem hinteren Abschnitte des Fußes aufsitzt und sogar bei manchen pelagisch gewordenen Typen, z. B. bei Atlanta (Fig. 247) noch vorhanden ist. Es ist in der Regel eine spiralige Drehung des Operculums zu erkennen, deren Windungsrichtung jedoch jener des Gehäuses entgegengesetzt ist (Fig. 255). Manche Landschnecken, wie die Weinbergschnecke (Helix pomatia) verschließen ihr Gehäuse in der Winterzeit mit einem kalkigen Deckel, der jedoch mit dem Operculum nicht zu verwechseln ist.

5. Septenbildung in den älteren Gehäuseteilen. Die meisten Gastropoden füllen den ganzen Hohlraum oder doch fast den ganzen Hohlraum des Gehäuses mit ihrem Eingeweidesack aus und ziehen sich beim Weiterwachsen nicht aus den älteren Schalenteilen zurück. Bei einigen Formen kommt es jedoch zu einem Verschlusse der älteren Gehäuseteile durch Septen oder Scheidewände, und zwar wird meist nur eine, zuweilen werden aber auch deren mehrere gebildet.

Fig. 254. Siphonostome Gastropoden aus dem obersten Mittelmiozän von Vöslau, Niederösterreich. Die Achse der jugendlichen Windungen ist gegen die der späteren abgebogen, eine *Krankheitserscheinung*, die bei Schnecken dieses Fundortes häufig zu beobachten ist. $^2/_3$ nat. Gr. (Orig.)

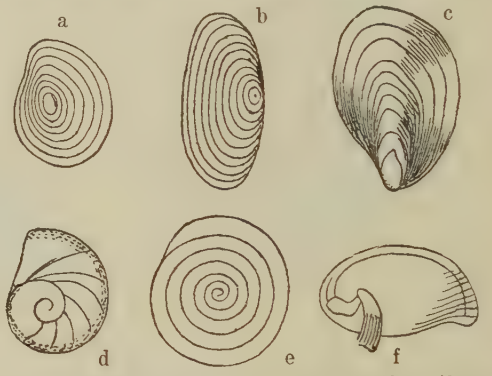


Fig. 255. Verschiedene Typen von Schneckendeckeln (Opercula), a von Cerithium, b von Buccinum, c von Murex, d von Litorina, e von Trochus, f von Neritina. (Nach *Martens*.)

Die älteren Schalenteile werden dann brüchig und fallen ab. So wird z. B. bei der lebenden Anisospira Strebeli Dall aus der Gruppe der Lungenschnecken (Pulmonaten) der Eingeweidesack aus den älteren Teilen des Gehäuses nach vorn gezogen und der dadurch entstehende Hohlraum in den älteren Gewindeteilen durch eine Scheidewand abgeschlossen, worauf ein Abwerfen der älteren Windungen erfolgt. Dieser auffallende Vorgang scheint sich vor allem bei Formen mit langsamer Zunahme des Querdurchmessers abzuspielen (z. B. bei Pupiden, Eucalodien usf.), aber auch bei niederen Schalen erfolgt eine derartige Septenbildung, wie bei Glyptostoma Newberryanum, wo mehrere Quersepten gebildet werden. Auch bei einer anderen lebenden Art (Ennea Möllendorffi) ist die Ausbildung mehrerer Quersepten ohne Abwurf der Spitze beobachtet worden und das gleiche ist auch bei einer fossilen Schnecke (Itieria aus dem Jura und der Kreide, Fig. 266) nachgewiesen worden. Bodenbildung bzw. Ausfüllung der verlassenen Gehäuseteile findet bei den Vermetiden statt; das große Cerithium giganteum (Fig. 270), das eine Länge von über einem halben Meter erreichte (Mitteleozän Europas), verschloß gleichfalls seine älteren Windungen durch Quersepten. Das Gleiche ist bei verschiedenen Arten der Gattung Melania beobachtet worden; daß diese Erscheinung nicht nur bei den hohen, spitzen und

turmförmigen Gehäusen, sondern auch bei bauchigen auftritt, zeigt die Gattung Strepsidura (Tertiär), bei der es zu einer Ausfüllung der verlassenen Gehäuseteile durch Kalkmasse kommt, wie bei den niedrigen, flachen Gehäusen der paläozoischen Euomphaliden (Fig. 262).

6. Spindelfalten und Außenrandfalten. Bei einer großen Zahl von lebenden und fossilen Schnecken finden wir sowohl an der Spindel schräge, im Sinne der Windungsrichtung herabziehende Falten wie auch ihnen gegenüber Falten oder Zähne am Mündungsrande. Die physiologische Bedeutung dieser Spindelfalten ist noch immer nicht ganz aufgeklärt. Auffallend ist es, daß die Falten des Außenrandes nicht das ganze Gewinde entlang an der Innenseite des Gehäuses zu verlaufen pflegen, sondern nur auf den Mündungsrand beschränkt sind. Daraus ist der Schluß abzuleiten, daß diese Außenfalten der Mündung (der „Außenlippe") nur für die Mündungsregion selbst von Bedeutung sind. Sie finden sich nicht nur bei den marinen „Faltenschnecken" oder Volutiden, sondern auch bei den Cassididen, Cypraeiden, Doliiden, Tritoniiden, Columelliden, Bucciniden, Purpuriden, Muriciden, Fusiden, Cancellariiden usw. unter den marinen Gastropoden, weiters auch bei landbewohnenden Formen. Unter diesen sind insbesondere die Clausilien durch einen komplizierten Verschlußapparat der Mündung in Verbindung mit diesen Faltenbildungen merkwürdig. Man hat diese Mündungsverengerungen meist als Einrichtungen gegen das Austrocknen betrachtet. In der Tat tritt bei einigen Schlammschnecken und Landschnecken in der Trockenzeit eine Verengerung, in der feuchten Jahreszeit eine Erweiterung der Mündung ein. Da der Mantel sich bei einer Verengerung der Mündung in Falten legen muß, so entstehen nach dieser Ansicht die Falten an der Außenlippe als eine Folge dieser Trockenperioden. Große Schwankungen in der Mündungsweite und der Faltenbildung sind insbesondere bei der Lungenschneckengattung Ennea zu beobachten. Anderseits ist es auffallend, daß bei den Clausilien niemals eine Verengerung der Mündung auftritt, sondern der Mündungsquerschnitt stets derselbe bleibt, beziehungsweise sich mit dem Wachstum der Schale gleichmäßig erweitert. Die Clausilien führen ihren Namen nach einem eigentümlichen überzähligen Schalenstück, dem „Schließknöchelchen" oder „Clausilium", das eine längliche Platte darstellt, deren federnder Stiel mit der Spindel verwachsen ist. Schiebt die Schnecke ihren Körper aus der Mündung heraus, so wird das Clausilium zurückgedrückt, und zwischen zwei Spindelfalten eingebettet, in die es genau paßt. Wenn sich dagegen das Tier in die Schale zurückzieht, so schnellt das Clausilium wieder vor und verschließt die Mündung. Nun scheinen aber neuere Beobachtungen zu beweisen, daß dem Clausilium eine andere Rolle als die eines Schalenverschlusses infolge des Eintrittes der Trockenperiode usw. zufällt. Der Eingeweidesack wird beim Anwachsen des Tieres sehr schwer und zieht die Schale der an senkrechten Flächen haftenden Tiere stark nach abwärts. Dieser Zug führt ja auch bei verschiedenen Formen mit langgestreckten Gehäusen zu der Ablösung des letzten Umganges, nicht nur bei Clausilien, sondern auch bei anderen Gattungen, und bei der Landschneckengattung Opisthostoma kippt sogar das Gewinde ganz um, so daß der letzte Umgang in entgegengesetzter Richtung auf die anderen Schalenteile hinaufgebogen ist. Die Ausbildung des Clausiliums wie der Spindelfalten wäre demnach als eine Folge des Kriechens an senkrechten Flächen anzusehen, weil der Zug der Schale und des Eingeweidesackes die Schale zu einer Verengerung

und damit zur Faltenbildung zwingt; dies würde die Ausbildung von Spindel- und Lippenfalten bei marinen Schnecken verständlich machen. Wenn es auch wahrscheinlich ist, daß die Faltenbildungen auf mechanische Ursachen zurückgehen, so sind doch noch weitere Untersuchungen zur Klarstellung notwendig.

7. Schalendicke. Die Dicke der Schneckenschale ist bei den verschiedenen Typen sehr verschieden. Sehr dick sind die Gehäuse der in starker Brandung lebenden Formen, während die in Schlammregionen lebenden Formen meist sehr zarte Schalen besitzen. Dieser Gegensatz tritt uns z. B. sehr deutlich bei einem Vergleiche der Gastropoden aus den Tonen des Miozänbeckens von Wien und aus den Strandbildungen desselben Meeres entgegen; in den Tonen sind es zumeist zartschalige Gehäuse, in den Strandbildungen massive, dickschalige Formen, die den Wellenschlägen stärkeren Widerstand entgegenzusetzen vermochten, und die gleichen Erscheinungen zeigt auch ein Vergleich der in denselben Meeresregionen lebenden rezenten Typen. Sehr zart sind die Schalen der im Süßwasser lebenden Schnecken wie z. B. der Limnäen; wie auch bei anderen Gruppen der Evertebraten bereits besprochen wurde, findet bei den Süßwasserformen eine auffallende Reduktion des Kalkgehaltes der Schale statt, die Schale wird sehr zart und dünn und auf die chitinöse Grundmasse beschränkt. Sehr dick sind die Schalen der Wüstenschnecken, und die in den tropischen Meeren lebenden Gastropoden besitzen im allgemeinen viel dickere Gehäuse als die in kälteren Meeren lebenden.

Bei vielen Schnecken findet eine Resorption der älteren Windungen statt. So sehen wir, daß bei den Porzellanschnecken (Cypraea) und den Kegelschnecken (Conus) die äußeren Gehäuseteile sehr stark, die inneren, älteren dagegen sehr zart sind und dies ist sowohl bei älteren wie bei jüngeren Individuen derselben Art der Fall. Dies kann nur dadurch zustande kommen, daß beim Weiterwachsen die älteren Schalenteile von der Oberfläche des Mantels, der den Eingeweidesack umhüllt, resorbiert werden; die hier weggenommene Kalkmasse wird wahrscheinlich zur Verstärkung des jeweils äußeren Umganges verwendet. Ähnliche Resorptionen treten bei jenen Formen auf, deren Außenseite mit stark vorspringenden Stacheln verziert ist (z. B. bei der Gattung Murex). Hier kann das Weiterbauen einer Windung nur dann erfolgen, wenn die älteren Stacheln aufgelöst werden. Hiermit steht wohl auch das Auftreten von Wülsten am Mundrande in Zusammenhang; der durch die Auflösung der inneren Windungen bzw. Stacheln gewonnene Kalk wird nicht nur zur Bildung neuer Stacheln verwendet, sondern der zu der normalen aus dem Meerwasser aufgenommenen Kalkmenge hinzutretende Überschuß wird in Form von starken Wülsten am Mündungsrande abgelagert. Bei manchen Gastropoden werden die inneren Windungen gänzlich aufgelöst.

8. Schalengröße. Die Riesen unter den lebenden Schnecken sind ausschließlich Tropenformen. Bei ihnen finden sich auch die prächtigen Färbungen, die bei den in kälteren Meeren lebenden Arten fehlen. Die Größe der Schale nimmt in dem Maße ab, als die Temperatur des von den Tieren bewohnten Wassers sinkt; sie nimmt auch in brackischem Wasser bedeutend ab, wie ein Vergleich der im Meere und Brackwasser vorkommenden Arten zeigt. Daraus erklärt sich z. B. die auffallende Kleinheit der Gastropoden aus den sarmatischen Schichten des Wiener Beckens (obermiozäne Brackwasserbildungen). Riesige Schalen, wie

sie z. B. Purpuroidea subnodosa aus dem oberen Jura Niederösterreichs oder Cerithium giganteum (Fig. 270) aus dem Mitteleozän Europas besaßen, weisen daher auf ein Meer von tropischem Charakter hin, wenn auch einzelne große Typen wie Dolium galea, dessen Schale bis 25 cm hoch wird und das sich in dieser Größe noch in den südlichen Teilen der Adria vorfindet, Ausnahmen von dieser Regel bilden.

9. Schalenskulptur. Die Gastropodengehäuse sind auf der Außenseite selten glatt und dies ist in der Regel nur bei den Landschnecken und Süßwasserschnecken der Fall, viel seltener bei marinen Bodenbewohnern; meist sind diese mit einem reich skulpturierten Gehäuse bekleidet, das Knoten, Stacheln, Rippen, Furchen usw. trägt. Entweder sind nur Streifen vorhanden, die dem Gewinde entlang ziehen oder solche, die schräg oder in geschwungenen Linien über das Gewinde verlaufen; sind beide Typen von Streifen vorhanden, so kommt es, wie z. B. bei den Cancellarien, zu einer Gitterskulptur.

Die Skulptur variiert innerhalb einzelner Gruppen in weiten Grenzen. Ein Beispiel dafür sind die Pleurotomaarten aus dem Miozän des Wiener Beckens, die eine unendliche Fülle verschiedener Typen umfassen, die sich hauptsächlich durch ihre Skulptur unterscheiden und zur Aufstellung zahlreicher „Arten" Veranlassung gegeben haben. Auch bei Süßwasserformen tritt zuweilen eine reiche Schalenskulptur auf, wie bei den sehr variabeln Viviparen usw.

Sehr merkwürdig ist nicht nur der einmalige Wechsel der Schalenskulptur, der zwischen den ganz jungen Windungen und den älteren zu beobachten ist, sondern der wiederholte Wechsel der Skulptur, den wir bei einigen Gruppen antreffen. So kann eine Anzahl der ersten Windungen ganz glatt sein und darauf eine Reihe skulpturierter folgen, die beim weiteren Wachstum wieder von skulpturlosen oder von nach ganz anderem Typus skulpturierten Windungen abgelöst werden; es können auch die ersten Windungen skulpturiert, die späteren glatt sein usw. Das sind ähnliche Erscheinungen, wie sie uns bei den Ammoniten begegnen werden, bei denen (z. B. bei Peltoceras, Fig. 341 und Aspidoceras) die Skulptur der Anfangswindungen einen Schluß auf die Stammesgeschichte gestattet, was auch bei den Gastropoden der Fall ist, da die Tiere im Laufe ihrer individuellen Entwicklung die Skulpturstadien ihrer Ahnen durchlaufen. Welche Faktoren für die Ausbildung der Skulpturen der Gastropodengehäuse bestimmend sind, entzieht sich einstweilen noch unserer Beurteilung. Sicher ist es, daß sich die reichsten Skulpturen bei den tropischen Meeresformen finden, während die Süßwasserschnecken selten und die Landschnecken fast nie skulpturiert sind. Dieselben Skulpturtypen können bei verschiedenen, nicht näher miteinander verwandten Familien wiederkehren.

10. Wechsel der Schalenform während der individuellen Entwicklung. Von der Verschiedenheit der Schlußwindung von den älteren Windungen der Schale der Clausilien ist schon früher die Rede gewesen. Noch viel auffallender ist jedoch dieser Wechsel bei andern Typen. So z. B. zeigen die Anfangswindungen der Napfschnecken einen spiralig eingerollten Bau, der erst später in die flache Napfform übergeht. Die Anfangswindungen von Vermetus und einiger anderer verwandter Gattungen sind normal spiralig eingerollt, und erst später nimmt die Schale die ganz unregelmäßige Gestalt an, wie sie für diese sessil gewordenen Schnecken bezeichnend ist (Fig. 248). In beiden Fällen sehen wir, daß die Schalenform mit der Bewegungsart und dem Aufent-

haltsort zusammenhängt; der junge Vermetus kriecht frei herum, so wie die junge Patella. Ebenso sehen wir, daß bei dem mit einer napfförmigen Schale bedeckten Ancylus aus der Familie der Limnaeiden in der Jugend eine planorbisartige Schale gebildet wird, die erst später der Napfform weicht, wenn das Tier seine freikriechende Lebensweise mit der sessilen vertauscht; die napfförmige Schale der pliozänen Gattung Valenciennesia geht auf Limnaeaarten zurück, wie die Anfangswindungen zeigen. Alle diese Fälle beweisen die strenge Abhängigkeit der Schalenform von der Bewegungsart und dem Aufenthaltsort. Man nennt die Erscheinung, daß in einer und derselben Schale zwei oder mehr Gehäusetypen verkörpert sind, die sich auf die aufeinanderfolgenden Lebensalter verteilen, „Alloiostrophie"; dies ist dieselbe Erscheinung, wie wir sie bei den Foraminiferen unter der Bezeichnung „Mischformen" kennengelernt haben. Sie wird uns auch unter den Cephalopoden in den „Nebenformen" wieder begegnen, unter denen sich einige, wie z. B. Lituites (Fig. 282A) finden, die mit gewissen Gehäuseformen der Schnecken (Fig. 256) eine überraschende Ähnlichkeit zeigen (vgl. auch z. B. Spiroplecta, Fig. 17, B). Ebenso ähnelt die Ammonitengattung Nipponites (Fig. 292) außerordentlich der unregelmäßigen Gestalt eines Vermetus (Fig. 248). Es ist aber in allen Fällen dieselbe Erscheinung, die einen Wechsel der Bewegungsart und des Aufenthaltsortes der in der Jugend und im Alter verschieden gestalteten Tiere anzeigt. Daß die Schalenform der Gastropoden in hohem Grade von der Wasserbeschaffenheit abhängig ist und andere Formen innerhalb einer und derselben Art aufweist, je nachdem sich die Tiere in der Nähe des Ufers in stark bewegtem Wasser oder in größerer Tiefe und ruhigem Wasser befinden, zeigt uns die große Verschiedenheit der Standortsvarietäten von Limnaea (Fig. 257) und anderen Formen. Sind wir auch noch weit davon entfernt, über die Lebensweise der lebenden Gastropoden eine genügende Kenntnis zu besitzen, so ist doch schon heute die Abhängigkeit der Schalenform von der Lebensweise in gewissen Grenzen klar zu erkennen.

Fig. 256. Gehäuse von Caecum (stark vergr.), einem Gastropoden vom Anpassungstypus von Lituites (Fig. 282A), Macroscaphites (Fig. 296), Spiroplecta (Fig. 17B), Spirolina (Fig. 42) usw.

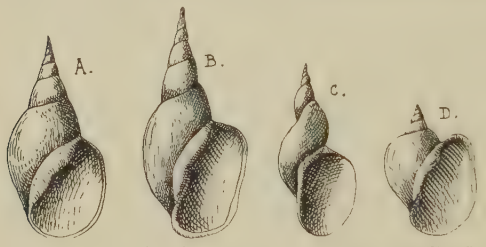


Fig. 257. Standortsformen der Limnaea stagnalis L. (½ nat. Gr.). A: Normalform aus den Teichen Deutschlands. B: aus Teichen mit reichlichem Pflanzenwuchs. C: deformierte „Altwasserform" aus einem Altwasser der Donau in Württemberg. D: dickschalige Uferform aus stark bewegtem Wasser des Bodensees. (Nach *O. Buchner*.)

11. Entstehung der Nacktschnecken. Bei verschiedenen Gastropoden, sowohl bei aquatischen als auch bei terrestrischen Typen, ist der Körper nicht in das Gehäuse zurückziehbar, wenn Gefahr droht. Die Tiere bergen sich vor ihren Feinden entweder unter Baumrinden oder in Spalten, unter Steinen oder im Boden und bedürfen infolge dieser Lebensweise des Schalenschutzes nicht mehr, zumal viele Nacktschnecken auch noch Sekrete ausscheiden, die sie für schneckenfressende Tiere ungenießbar machen. Der Weg von der gehäusetragenden Schnecke zur Nacktschnecke ist ein zweifacher. In einem Falle, das ist bei den „echten" Nacktschnecken aus den Tropen, wird die Schale beim Embryo angelegt, aber noch während des embryonalen Lebens abgeworfen; im zweiten Falle, bei den „unechten" Nacktschnecken, die einem

ganz anderen Stamme der Gastropoden angehören, bleibt die Schale zunächst erhalten, wird aber durch ein Hinaufklappen der Seitenränder des Mantels nach oben verdeckt und verfällt dann unterhalb der miteinander verwachsenden Mantelränder in verschieden hohem Grade der Reduktion; sie kann sogar vollständig verloren gehen. Hier liegt ein paralleler Fall von Anpassung wie bei den schalenlos gewordenen

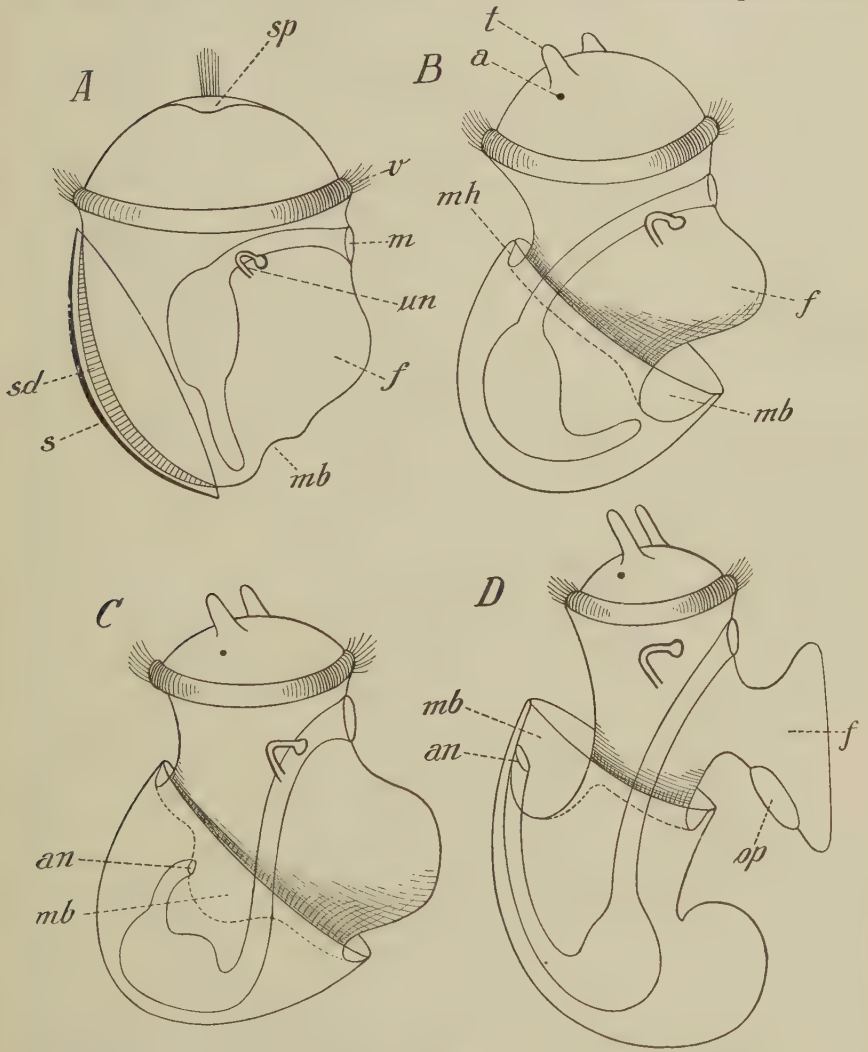


Fig. 258. Vier Entwicklungsstufen einer Schnecke: schematische Ansichten der rechten Körperseite. A = „Trochophoralarve", B und C Übergangsstadien zu D = „Veligerlarve". *a* = Auge, *an* = After, *f* = Fuß, *m* = Mund, *mb* = Mantelbucht, *mh* = Mantelhöhle, *op* = Deckel (Operculum), *s* = Schale, *sd* = Schalendrüse, *sp* = Scheitelplatte, *t* = Kopffühler, *un* = Urniere, *v* = Prototroch (präoraler Wimperkranz oder Velum). (Nach *K. Heider*, Kultur der Gegenwart, III. 4. 2, Verlag von B. G. Teubner.)

Cephalopoden vor, welche die überwiegende Mehrzahl der heute noch lebenden Cephalopoden bilden. Auch bei Spirula (vgl. S. 232) wird die Schale in den Mantel eingeschlossen, und die Belemniten bilden gleichfalls ein Beispiel für die sekundäre Verlagerung der gekammerten, ursprünglich äußeren Schale in das Innere des Mantels, so wie dies ja auch bei den übrigen lebenden Dibranchiaten (S. 231) der Fall ist.

12. Larvenleben. Die überwiegende Mehrzahl der Gastropoden legt Eier ab, aber in verschiedenen Gruppen sind einzelne Gattungen vivipar geworden, und diese Änderung der Fortpflanzung ist sogar bei einzelnen Arten einer sonst eierlegenden Gattung zu beobachten. Die beiden großen Gruppen der Vorderkiemer (Prosobranchier) und Hinterkiemer (Opisthobranchier) durchlaufen in der Jugend eine Metamorphose, die Lungenschnecken (Pulmonaten) dagegen nicht. Aus dem Stadium der Trochophora (vgl. S. 40) entwickelt sich ein Larvenstadium, das als die „Veligerlarve" bekannt ist. Ursprünglich ist der Rücken der Trochophoralarve einer Schnecke mit Metamorphose von einer napf- oder schüsselförmigen Schale bedeckt, das Vorderende des Körpers ist von einem Wimperkranz (Velum) umsäumt, und es sind bereits hinter der Mundöffnung die ersten Andeutungen des ventralen Fußes zu erkennen (Fig. 258). Im nächsten Stadium ist die Schale bereits tiefer und glockenförmig geworden, der Fuß deutlicher, der Eingeweidesack in den Bereich der Schale gelangt. Später tritt eine Umbiegung des Hinterendes des Eingeweidesackes auf, wobei die Mantelbucht, in welche der After einmündet, auf die rechte Körperseite verschoben wird. In dem darauffolgenden Stadium der Larvenentwicklung erscheint die Mantelbucht von der rechten Körperseite auf die Rückenseite verschoben, der Fuß trägt die ersten Anfänge des Operculums und weist eine der Kriechfläche der Sohle entsprechende Abplattung auf. Während somit das Tier einer erwachsenen Schnecke immer ähnlicher wird, ist noch der Wimperreifen, das Velum, als Rest des Trochophorastadiums übriggeblieben und die Wimperbewegungen dieses Segels befähigen das junge Tier zu lebhaften Schwimmbewegungen. Die Schale dieser „Veligerlarve" ist bilateral symmetrisch und erst später, nach Annahme der kriechenden Lebensweise, tritt die asymmetrische Spiralrollung des Gehäuses auf. Bei den Embryonen der Pulmonaten fehlt das Veligerstadium, da die Larven keine schwimmende Lebensweise führen, während bei ihnen eigentümliche und später wieder verschwindende Atmungsorgane ausgebildet werden.

13. Lebensweise. Die überwiegende Mehrzahl der Schnecken bewohnt das Wasser, und zwar herrschen unter diesen wieder die Meeresbewohner vor. Der Hauptaufenthaltsort der marinen Schnecken sind die seichteren Küstenregionen; schon in geringer Tiefe (etwa bei 100 m) nimmt die Zahl der marinen Gastropoden stark ab, doch gehen einzelne Gattungen, namentlich Schlammbewohner, bis in verhältnismäßig große Tiefen (bis zu 2000 m und mehr) hinab. Die größte Formenmannigfaltigkeit und Farbenpracht entfalten die Schnecken der tropischen Küstenregionen, während die kälteren Meere wie die brackischen und süßen Gewässer nur einen kleinen Formenschatz aufweisen und vorwiegend kleine Tiere beherbergen. Gegen Kälte sind die Schnecken im allgemeinen sehr empfindlich, dagegen leben einige in Thermen (z. B. Paludina muriatica in den Thermen von Abano und Pisa bei einer Wassertemperatur von 44—56° C).

Die hauptsächliche Bewegungsart der Schnecken ist ein Gleitkriechen; selten begegnen wir schwimmenden, sehr selten springenden Formen. Manche haben eine grabende Lebensweise angenommen. Wieder andere haben, wie schon früher besprochen wurde, die freie Lebensweise entweder teilweise (z. B. Patella) oder gänzlich (z. B. Vermetus im erwachsenen Zustand) aufgegeben und sind zu sessilen Typen geworden. Endlich begegnen wir in den Pteropoden planktonischen Typen, die

mit Hilfe großer lateraler Flossen, mit denen sie beständig Flatterschläge wie Schmetterlinge ausführen, zu schwimmen vermögen (Fig. 259). Auch sonst sind von benthonischen Gastropoden einzelne Reihen zur pelagischen Lebensweise übergegangen wie aus der Gruppe der Nacktkiemer (Nudibranchier), die als gänzlich schalenlose Nacktschnecken ein benthonisches Leben führen und von hier aus auf mehreren Wegen zur freischwimmenden Lebensweise übergegangen sind (z. B. Glaucus, Tethys und Phyllirhoe).

Die freischwimmende Lebensweise hat bei den verschiedenen schalentragenden Formen, wie z. B. bei Atlanta, zu der Ausbildung bilateral symmetrischer Gehäuse geführt. Es ist daher wahrscheinlich, daß auch die bilateral symmetrischen Gehäuse der ausgestorbenen Bellerophontiden (Fig. 260) schwimmenden Tieren angehört haben. Die Schalenform ist allerdings ein Zeichen dafür, daß diese Schnecken keine Schnellschwimmer gewesen sein dürften.

Der Hauptaufenthaltsort der marinen Schnecken ist entweder das dichte Geäst der submarinen Tang- und Seegraswiesen oder das Gewirr der Korallenriffe oder die Felsen der Küsten, die Sand- und Schlamm-

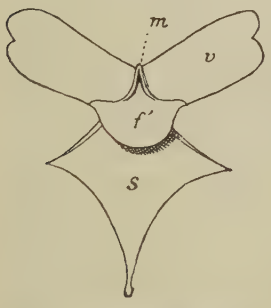


Fig. 259. Cleodora, ein beschalter Pteropode. m = Mund, v = Flosse, f' = hinterer Teil des Fußes, s = Schale. (Nach *J. E. V. Boas.*)

Fig. 260. A Bellerophon striatus Goldf., aus dem Mitteldevon der Eifel. B Bellerophon macrostoma Röm., von der Seite gesehen. C Bellerophon Urii Flem., ein Leitfossil des deutschen Karbonkalkes. (Nach *E. Fraas.*)

böden usw. Obwohl die Beziehungen zwischen Gehäuseform und Lebensweise bei den lebenden Formen noch sehr ungenügend erforscht sind, so daß wir schwer genauere Schlüsse auf die Lebensweise der fossilen Formen zu ziehen vermögen, so sind doch solche Beziehungen wenigstens in groben Umrissen festzustellen. Sicher ist schon jetzt, daß gewisse Gehäuseformen in verschiedenen Stämmen der Gastropoden wiederkehren und sich als konvergente Anpassungserscheinungen an die verschiedene Bewegungsart erkennen lassen.

Eine große Zahl von Gastropoden führt eine räuberische Lebensweise. Die kreisrunden Löcher, die man auf ausgeworfenen Muschelschalen und Schneckenhäusern des Meeresstrandes so häufig findet (Fig. 213), rühren von den Angriffen der fleischfressenden Gastropoden her, unter denen namentlich die Gattungen Natica, Buccinum, Murex in Frage kommen. Natica gräbt im Schlamme nach Muscheln, die zuerst von den dick angeschwollenen Fußteilen umfaßt und festgehalten werden, worauf eine am Ende eines rüsselartigen Fortsatzes unterhalb des Mundes gelegene Bohrdrüse, die eine den Kalk der Muschelschale auflösende Säure ausscheidet, auf die Muschelschale gepreßt wird. Ist durch die Säurewirkung ein Loch in die Muschelschale geätzt, so wird der Rüssel

in das Loch eingeführt und das Innere der angefallenen Muschel verzehrt. Hingegen wird bei anderen bohrenden Schnecken das Bohrloch in der von ihnen überfallenen Muschel durch die hornige Mundplatte (Raspel oder Radula) hergestellt; sehr eigentümlich ist die Art der Zertrümmerung einer Muschelschale, wie sie von Murex fortispina Fr. durchgeführt wird, da diese Schnecke die Muschel zwischen einen besonders starken Zahn der Außenlippe und den Deckel einklemmt und sich rasch in das Gehäuse zurückzieht, wodurch die Muschel wie von einem Nußknacker zerbrochen wird. Gewisse Schnecken bevorzugen ganz bestimmte Nahrungstiere; so sind die Doliiden, Cassiden und Tritoniiden fast ausschließlich Echinodermenfresser; Bulla frißt vorzugsweise die Muscheln aus den Gattungen Mya und Corbula, usw.

Eine große Zahl von Gastropoden, und zwar sowohl marine als brackische, Süßwassertypen und Landschnecken ist dagegen herbivor.

Daß der Wechsel der Lebensweise, soweit er sich in der Schalenform ausprägt, bei den verschiedensten lebenden Gattungen festgestellt werden kann, ein Wechsel, der sich auf die verschiedenen Lebensalter des Tieres bezieht, wurde schon früher erörtert.

14. Systematik. Die Gastropoden werden nach der Lage ihrer Atmungswerkzeuge oder Kiemen zunächst in die beiden großen Gruppen der Vorderkiemer (Prosobranchier) und Hinterkiemer (Opisthobranchier) unterschieden. Bei den ersteren (fast alle marin) liegen die Kiemen weit vorn in der Mantelhöhle, bei den letzteren, die ausschließlich marin sind, liegen die Kiemen weiter hinten frei auf dem Rücken oder an der Seite. Die beiden Gruppen werden als Ordnungen unterschieden, denen sich als dritte die der Lungenschnecken (Pulmonaten) und als vierte die der Flossenfüßer (Pteropoden) anschließt.

Außer diesen Gesichtspunkten für die systematische Gruppierung der Gastropoden ist auch die Beschaffenheit des Fußes verwendet worden. Dieses Merkmal ist jedoch zu sehr von der verschiedenen Bewegungsart der Tiere beeinflußt und konvergenten Umformungen innerhalb heterogener Gruppen unterworfen, als daß es sich mit Erfolg zu einer Scheidung größerer Gruppen verwenden ließe. Innerhalb der verschiedenen Familien spielen die Unterschiede der Schalenformen eine große Rolle und diese sind es auch fast ausschließlich, die für die Bestimmung der fossilen Formen und ihre Einreihung in das System maßgebend sind.

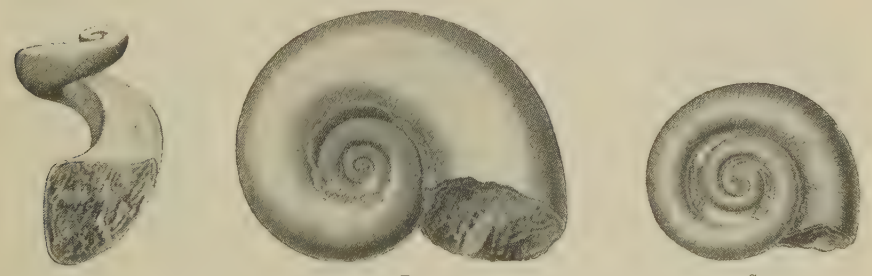
Die Stammesgeschichte der Gastropoden ist noch nicht einmal in den Grundzügen aufgeklärt. Die fossilen Formen geben uns in dieser Hinsicht nur einen sehr mangelhaften Aufschluß und man kann nur feststellen, daß die durch die heute noch lebende Gattung Pleurotomaria vertretenen Aspidobranchier zu den ältesten Typen gehören; ebenso sind auch die Napfschnecken aus der Gruppe der Cyclobranchier schon seit dem Kambrium bekannt und gehören somit zu den ältesten Stämmen der Gastropoden, von denen wir Kenntnis besitzen. Die Unterordnung der Ctenobranchier, zu der die Capuliden (vom Kambrium bis zur Gegenwart) gehören, schließt sich als dritte Gruppe diesen altpaläozoischen Gastropodenstämmen an. Im allgemeinen ist die Schneckenfauna des älteren Paläozoikums arm an Formen; es sind meist schwachverzierte Gehäuse. Einen sichtlichen Aufschwung nahmen die Gastropoden erst in der mesozoischen Epoche; der Jura ist bereits reich an den verschiedensten Formen aus zahlreichen Familien. Außerordentlich reich an Gastropodengehäusen oder den Steinkernen der-

selben sind die Kreideablagerungen und besonders die Tertiärbildungen. Süßwasserschnecken sind vom obersten Jura an bekannt, Landschnecken seit der Steinkohlenformation, doch kann diese zeitliche Verbreitung keinen Rückschluß auf den Zeitpunkt der Entstehung der einzelnen Stämme gestatten. Die Paläozoologie hat zwar die Kenntnis einer Unzahl von Einzelformen vermittelt, aber zu der Frage nach den Grundlinien der Stammesgeschichte der Gastropoden bisher so gut wie nichts beigetragen, obwohl einzelne kleinere Formenreihen gut studiert worden sind und über die Geschichte einzelner kleinerer Gruppen, ihre Variabilität und Mutation manches wertvolle Material beigebracht worden ist.

15. Einige Beispiele fossiler Gastropoden.

1. Bellerophon (Fam. Bellerophontidae, Unterordnung Aspidobranchina, Ordnung Prosobranchia.) Das Gehäuse dieser Gattung, deren vertikale Verbreitung vom Silur bis zum Perm reicht und die ihre Hauptentwicklung in der Steinkohlenformation erreicht, ist vollkommen bilateral symmetrisch gebaut und ähnlich wie ein Nautilusgehäuse in einer Ebene eingerollt. In der Mittellinie ist die Mündung tief eingeschlitzt. Die Schalen sind meist sehr dick und das Vorhandensein einzelner Arten mit enorm erweiterter, trompetenförmiger Mündung spricht dafür, daß einzelne dieser Formen schwerbewegliche, träge Tiere gewesen sind, während anderseits die bilaterale Symmetrie für eine schwimmende Lebensweise der meisten Gattungen zu sprechen scheint. Bis jetzt sind aus paläozoischen Gesteinen fast 300 Arten unterschieden worden, die zum Teil gute Leitfossilien darstellen (Fig. 260).

Fig. 261. Pleurotomaria anglica Sow., ein Leitfossil des ganzen Lias, aus den Mergelschichten des Lias δ in Süddeutschland. Nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)



A B C

Fig. 262. A Euomphalus circinalis Goldf.; B Euomphalus Goldfussi d'Arch. et Vern.; C Euomphalus laevis d'Arch. et Vern. — Alle drei Arten sind Leitfossilien des deutschen Stringocephalenkalkes (Devon). (Nach *E. Fraas.*)

2. Pleurotomaria. (Fam. Pleurotomariidae, Unterordnung Aspidobranchina.) Diese heute noch lebende Gattung, die durch mehrere hundert fossile Arten vertreten ist, deren Hauptentfaltung in die mesozoische Periode fällt, besitzt eine kreiselförmige bis turmförmige Schale, deren Innenseite mit einer Perlmutterschichte ausgekleidet ist und die einen Schlitz wie die Gattung Bellerophon besitzt, an dessen Ende die Afteröffnung liegt. Während die Pleurotomariengehäuse (Fig. 261) meist niedrig und kreiselförmig sind, ist die Schale der verwandten Gattung Murchisonia (Silur bis Trias) hoch und turmförmig.

3. Euomphalus. (Fam. Euomphalidae, Unterordnung Aspidobranchina.) Bei den älteren Arten dieser Gattung, die vom Silur bis zur Trias bekannt ist, findet sich noch ein Schlitzband, doch fehlt es bei den späteren Arten. Das Gehäuse ist entweder in lockerer Spirale widderhornartig gewunden (Fig. 262 A) oder sehr flach, weit genabelt und nähert sich dann dem bilateral symmetrischen Schalentypus, so daß diesen Tieren eine schwimmende Lebensweise zugesprochen werden darf. Die älteren Windungen werden zuweilen von Scheidewänden abgeschlossen. Die Hauptverbreitung dieser Gattung liegt in der Devon- und Steinkohlenformation (Fig. 262).

Fig. 263. Purpuroidea carpathica Zitt., aus dem Tithon (oberer Jura) von Stramberg in Mähren. ½ nat. Gr. (Orig.)

4. Purpuroidea. (Fam. Purpurinidae, Unterordnung Ctenobranchina.) Diese Gattung gehört einer erloschenen, von der Silurformation bis zur Kreideformation bekannten Familie an. Das außerordentlich dickschalige Gehäuse beweist einen Aufenthalt in stark bewegtem Wasser; die riesige P. subnodosa und die kleinere P. carpathica bewohnten die Korallenriffe der oberen Jurazeit Österreichs (Fig. 263).

5. Platyceras. (Fam. Capulidae, Unterordnung Ctenobranchina.) Diese Gattung gehört zu den eine sessile Lebensweise führenden Capuliden und ist häufig auf den Afteröffnungen fossiler Crinoideen festsitzend gefunden worden. Daß sich das schmarotzende Tier, das von den Abfallstoffen des Wirtes lebte, zeitlebens an dem einmal gewählten Platz aufhielt, beweisen die an einem Crinoidenkelch beobachteten Eindrücke der Anwachslinien des Gehäuses, das die Gestalt einer phrygischen Mütze besitzt (Fig. 264 und 265).

Fig. 264. A Ein kegelförmiger Gastropode (Platyceras infundibulum M. a. W.) auf der Afteröffnung von Platycrinus hemisp ericus M. a. W., schmarotzend. — Devon Nordamerikas. (Nach *C. R. Keyes.*) — B Ein Platyceras auf der Afteröffnung von Cromyocrinus simplex schmarotzend. Aus dem Karbonkalk von Moskau. (Nach *J. M. Clarke.*)

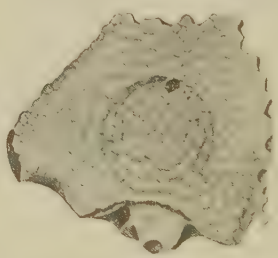


Fig. 265. Teil der Kelchaußenfläche von Strotocrinus regalis Hall, einem Crinoiden aus dem Karbon Nordamerikas. Um die Afteröffnung sieht man die konzentrischen Linien verlaufen, die der allmählich sich vergrößernden Schalenmündung eines hier schmarotzenden Platyceras entsprechen. (Nach *J. M. Clarke.*)

Fig. 266.

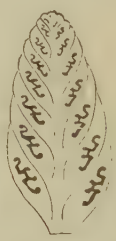


Fig. 267.

Außenansicht und Längsschnitt durch Itieria Staszycii Zeuschner, aus dem Oberjura (Tithon) der Karpathen. (Nach *Zittel.*)

Die Gattung ist vom Kambrium bis zur Trias bekannt. Noch heute schmarotzen Angehörige der Familie der Capuliden, ebenso wie die Eulimiden, an Echinodermen, ein Beispiel für das beharrliche Festhalten derartiger Lebensbeziehungen.

6. Nerinea. (Fam. Nerineidae, Unterordnung Ctenobranchina.) Die Familie der Nerineiden umfaßt Formen mit vorwiegend turmförmigem Gehäuse, deren Spindel und Lippen mit außerordentlich starken Falten versehen sind. Daneben treten aber auch eiförmige Gehäuse wie die der Gattung Itieria (Fig. 266) aus dem Jura und der Kreide auf, bei der die letzte Windung die älteren fast vollständig umfassen kann. Die Nerineen (Fig. 267) sind nur aus dem oberen Jura und der Kreide bekannt und als Leitfossilien wertvoll. Durchschnitte durch die Schalen zeigen, daß zwischen den Falten für das Tier nur ein sehr kleiner Raum übrigblieb (Fig. 266 bis 268). Die Nerineen treten meist in Gesteinen auf, die in stark brandendem Küstengewässer abgelagert worden sein müssen.

Fig. 268. Längsschnitt durch einen Steinkern von Ptygmatis pseudobruntrutana Gemm. aus dem Oberjura (Tithon) von Inwald (Karpathen). (Nach *K. A. v. Zittel.*)

Fig. 269. Potamides margaritaceum Brocchi, aus dem Oligozän von Alzey. (Nach *Zittel.*) (Nat. Gr.)

Fig. 270. Cerithium giganteum Lamk., aus dem mitteleozänen Alveolinenkalk des Monte Postale in Oberitalien. Etwa $^1/_{10}$ nat. Gr. (Orig.)

7. Cerithium. (Fam. Cerithiidae, Unterordnung Ctenobranchina.) Schon im Jura begegnen wir den ersten kleinen Formen, doch ist erst die Tertiärformation die Blütezeit dieser Familie. Hier erscheint in Cerithium giganteum (Fig. 270) eine riesige Form, die durch den Verschluß der älteren Windungsteile mit einer Scheidewand bemerkenswert ist. Im Oligozän und Miozän finden wir zahllose Arten, die ausgezeichnete Leitfossilien abgeben, wie z. B. Cerithium (Potamides) margaritaceum (Fig. 269) aus dem oberen Oligozän, C. lignitarum (Fig. 271 A), aus dem mittleren Miozän, C. rubiginosum (Fig. 271 B) und C. pictum (Fig. 271 C) aus dem sarmatischen Obermiozän, aber schon in tieferen Schichten, freilich nicht in der Häufigkeit wie im Sarmat vorhanden. Die Tiere lebten vorzugsweise in brackischem Wasser, wie Flußmündungen usw.

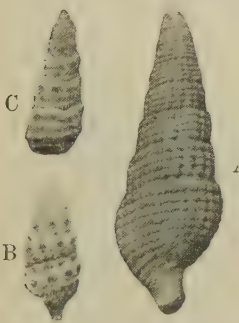


Fig. 271. A Cerithium lignitarum Eichw. — Mediterranes (mittleres) Miozän des Wiener Beckens. — $^2/_3$ nat. Gr. — B Cerithium rubiginosum Eichw. — Sarmatisches (oberes) Miozän des Wiener Beckens. — C Cerithium pictum Bast. Ebendaher. — B und C in nat. Gr. (Originale.)

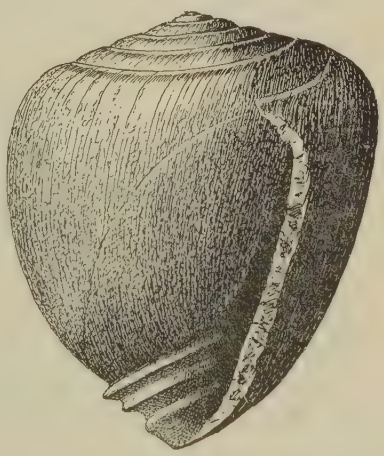


Fig. 272. Actaeonella gigantea Sow., aus der Oberkreide (Gosauschichten) von Grünbach, Niederösterreich. Nat. Gr. (Nach *Zittel.*)

8. Actaeonella. (Fam. Actaeonidae, Ordnung Opisthobranchia.) Die Gattung ist ein Leitfossil für die mittlere und obere Kreide und findet sich besonders häufig in den Gosaubildungen der Ostalpen. Die Windungen umfassen sich, so daß das Gehäuse eine dickbauchige Gestalt erhält. Die verdickte Spindel trägt drei scharfe Falten (Fig. 272). Die letzten Ausläufer der Familie sind kleine Tiere von viel zarterem Schalenbau wie die fossilen Actaeonellen.

Fig. 273. A Valenciennesia Kiseljaki Kramb., aus dem unteren Pliozän von Okrugljak bei Agram, in nat. Gr. — B Wirbel von Valenciennesia limnaeoidea Kramb., Unterpliozän des Agramer Gebirges, $^2/_1$ nat. Gr. (Nach *K. Kramberger-Gorjanović*.)

9. Valenciennesia. (Fam. Limnaeidae, Ordnung Pulmonata.) Ebenso wie die flache Napfform der Schale in den verschiedensten Formenreihen der Prosobranchier als konvergente Anpassungsform an die Lebensweise (Anhaften an glatten Flächen unter weitgehender Reduktion der Bewegungsfreiheit) wiederkehrt, so begegnen wir diesem Typus auch bei den Pulmonaten. Unter diesen bildet der lebende Ancylus ein Beispiel dafür, daß die Napfform der Schale von einer auf die Gattung Planorbis zurückgehenden Formenreihe erworben wurde, wie die Gestalt der Anfangswindungen zeigt; aus der Gattung Limnaea sind gleichfalls derartige Napfformen entstanden, wie die nur aus dem Unterpliozän Europas bekannte Gattung Valenciennesia beweist (Fig. 273), deren Anfangswindungen den Bau der Limnaeenschale zeigen. Die wiederholt unabhängig im Laufe der Phylogenie aufgetretene Napfform der Gastropoden beweist, daß auch für die Schalenform dieser Mollusken dieselben Umformungsgesetze gelten wie für alle anderen Tiergruppen und daß die Schalenform von der Lebensweise bedingt ist.

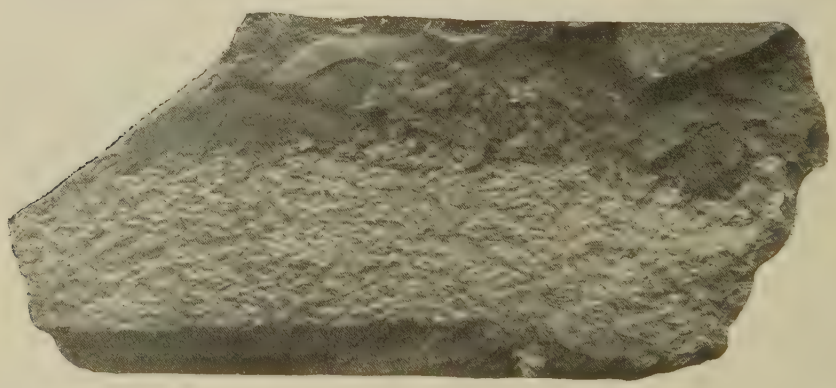


Fig. 274. Strandstreifen, gebildet von zahlreichen Exemplaren von Balantium, aus dem miozänen Schlier von Bad Hall in Oberösterreich. ½ nat. Gr. (Orig.)

10. Balantium. (Fam. Cavoliniidae, Unterordnung Thecosomata, Ordnung Pteropoda.) Das Gehäuse dieser seit der oberen Kreideformation bekannten, heute noch lebenden Pteropodengattung hat die Gestalt einer zusammengepreßten Tüte und ist zweiseitig symmetrisch. Stellenweise finden sich Schalen von Balantium in großen Mengen beisammen.

wie z. B. im Schlier von Bad Hall in Oberösterreich (Fig. 274), wenn die Küstenwellen eine große Menge dieser planktonisch lebenden Tiere an den Strand geworfen haben; sonst ist ihr Vorkommen meist vereinzelt.

Klasse: Cephalopoda.

I. Unterscheidung der Hauptgruppen. Die Kopffüßer oder Cephalopoden werden in der Gegenwart einerseits durch die Gattung Nautilus, anderseits durch eine sehr artenreiche Gruppe vertreten, die sich durch die Zahl der Kiemen voneinander unterscheiden. Nautilus besitzt zwei Paar vogelfederförmige Kiemen in der Mantelhöhle, während alle übrigen lebenden Cephalopoden nur ein Paar Kiemen aufweisen. Nach diesem Merkmal werden die lebenden Cephalopoden als Vierkiemer (Tetrabranchiata) und Zweikiemer (Dibranchiata) unterschieden.

Die Zuweisung der etwa 9000 „Arten" umfassenden fossilen Cephalopoden zu den Tetrabranchiaten einerseits und den Dibranchiaten anderseits ist zum Teile, soweit es sich um Verwandte von Nautilus handelt, nicht schwer durchzuführen. Schwieriger ist die Entscheidung der Frage, welcher der beiden Gruppen das große Heer der Ammoniten zuzurechnen ist, von denen man nur die Schalen kennt, die sich in wesentlichen Merkmalen denen der Nautiloidea anschließen; ob sie vier Kiemen besessen haben, ist allerdings fraglich, da die Weichteile der Ammoniten bis jetzt unbekannt sind und sich auch aus dem Schalenbau, Eindrücken u. dgl. kein sicheres Urteil über den Bau der Weichteile gewinnen läßt. Für die meist als „Belemnoidea" zusammengefaßte Gruppe fossiler Cephalopoden, die fast nur durch innere Skelettbildungen bekannt sind, läßt sich gleichfalls kein zwingender Anhaltspunkt zur Beurteilung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen zu den lebenden Dibranchiaten gewinnen. So bildet eigentlich nur der Besitz äußerer Skeletteile oder Schalen und der innerer Skelettbildungen einen Anhaltspunkt zur Unterscheidung der Gruppen und ihrer Beziehungen zu den lebenden und nach diesen Merkmalen wäre mit E. H. J. Schwarz die Gruppe der Ectocochlia, d. h. die mit Außenschale versehenen Cephalopoden und die der Endocochlia (mit inneren Skelettbildungen) zu unterscheiden. Freilich hat diese Gruppierung den Nachteil, daß durch sie die schalentragenden Octopoden (Argonauta) den Ammoniten angereiht würden. Wenn jedoch die Gruppierung derart durchgeführt wird, daß nur die mit primärer Außenschale versehenen Cephalopoden in die eine, jene mit sekundärer Außenschale aber in die andere, durch den Besitz primärer innerer Skelettbildungen bezeichnete Gruppe eingereiht werden, so entspricht diese Gruppierung genau der bisher allgemein angewendeten Trennung in Tetrabranchiata und Dibranchiata. Für diese Gruppierung spricht ferner der Umstand, daß die Schalenstruktur der Ammoniten oder Ammonoidea sich in den Grundzügen an jene der Nautiloidea anschließt. Wenn wir auch nicht wissen, ob die Ammoniten eine gleich große Zahl von Tentakeln besessen haben wie der lebende Nautilus, der etwa 90 besitzt, so spricht doch Verschiedenes für diese Annahme, während die Belemniten (im weiteren Sinne) ursprünglich nur sechs Fangarme besaßen, eine Zahl, die sich bei den Dekapoden (z. B. Sepia, Loligo) auf zehn, bei Octopus und seinen Verwandten aber nur auf acht erhöht hat, so daß wir nach der Zahl der Arme oder Tentakel innerhalb des Kreises der Dibranchiaten die Gruppen der Hexapoden, Octopoden und Dekapoden zu unterscheiden haben.

Die im folgenden zugrunde gelegte Gruppierung der Cephalopoden ist:

I. Unterklasse: Ectocochlia (= Tetrabranchiata?).
   1. Ordnung: Nautiloidea.
   2. Ordnung: Ammonoidea.

II. Unterklasse: Endocochlia (= Dibranchiata?).
   1. Ordnung: Hexapoda.
   2. Ordnung: Octopoda.
   3. Ordnung: Decapoda.

I. Unterklasse: Ectocochlia.

I. Die Weichteile von Nautilus. Der Körper des lebenden Nautilus (Fig. 275) ist ähnlich wie bei den Gastropoden in eine Schale eingeschlossen, die von der Außenschichte (Epidermis) des Mantels abgeschieden wird. Ein sofort in die Augen fallender Unterschied beider Gruppen besteht jedoch darin, daß bei den Gastropoden der in einen langen Sack ausgezogene, die Eingeweide umschließende Hinterteil des Körpers den ganzen Innenraum des Gehäuses ausfüllt, während bei Nautilus (und zweifellos ebenso bei den Ammoniten) das Tier nur den zuletzt aufgebauten Teil der in Kammern geteilten Schale bewohnte, der als Wohnkammer unterschieden wird, während die hinter der Wohnkammer folgenden, älteren Teile der Schale durch Querwände geteilt sind, die nur eine Öffnung für den Durchtritt des Sipho, eines häutigen, alle Kammern hinter der Wohnkammer bis zur Anfangskammer durchziehenden Stranges, freilassen; der Sipho ist von Blutgefäßen durchzogen. Seine physiologische Funktion ist bis jetzt völlig unbekannt. Wichtig für die Beurteilung der Funktion des Sipho ist zweifellos seine Umhüllung durch eine von der Oberschichte des Sipho ausgeschiedene, kalkige Wand, die den Sipho röhrenförmig umschließt, innen von einer sehr feinen Chitinmembran ausgekleidet ist und den Sipho selbst von der Luftkammer abschließt, die, jede für sich, den hinteren Teil der in früheren Wachstumsstadien vom Tiere ausgefüllten Wohnkammern darstellt.

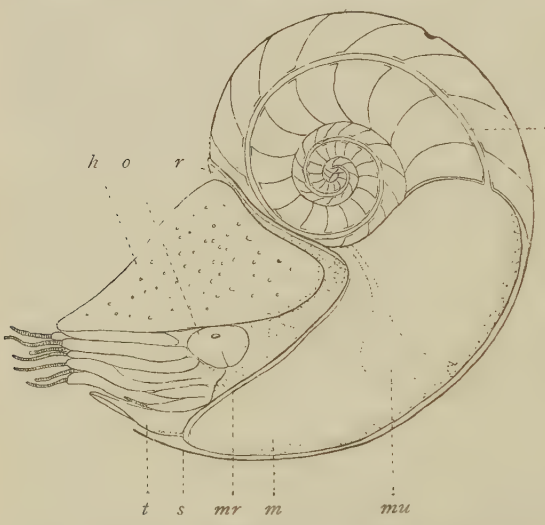


Fig. 275. Nautilus (Längsschnitt durch das Tier und seine Schale). *h* = Kopfkappe, *m* = Mantel, *mr* = Mantelrand, *mu* = Anheftungsstellen des Schalenmuskels, *r* = dorsaler Teil des Mantelrandes, *s* = Schale, *st* = Sipho, *t* = Trichter, *te* = Tentakel, *o* = Auge. (Aus *J. E. V. Boas*.)

Der im Inneren der Hauptsache nach und im Äußeren vollständig bilateral symmetrische Körper des Nautilus zeigt eine deutliche Scheidung von Kopf und Rumpf. Der Mund des Tieres liegt ungefähr in der Mitte

des vorderen kreisförmig umgrenzten Körperendes, das die Wohnkammer am Vorderende der Schale ausfüllt (Fig. 276). In der Mitte des Bildes sind die Schnäbel oder Kiefer sichtbar; an der Unterseite und an den Seiten wird der Mund von drei blattartigen Armpaaren umrahmt; jedes der drei Armpaare ist mit zahlreichen kleinen Tentakeln entweder in einfachen oder doppelten, ja beim äußersten sogar in drei Reihen besetzt. Die Gesamtzahl der Tentakel beträgt ungefähr 90. Es erscheint mit Rücksicht darauf, daß die ältesten Dibranchiaten gleichfalls nur drei Armpaare besaßen (Hexapoda), das Vorhandensein von nur drei tentakeltragenden Armpaaren bei Nautilus von besonderer Bedeutung.

Wenn sich das Tier in die Schale zurückzieht, so verschließt es die Mundteile mit der dreieckigen Kopfkappe, die aus zwei umgeformten Armen hervorgegangen ist. Diese Kopfkappe hat möglicherweise bei den Ammoniten die Grundlage für das Aptychenpaar (s. bei Ammoniten) gebildet. Sie liegt auf der Rückenseite des Tieres, dessen Bauchseite sich dem konvexen Außenteil der Schale anschmiegt, während die (morphologische) Rückenseite dem inneren, dem Mittelpunkt des Gehäuses zu gelegenen Teil der Wohnkammer anliegt. Das Tier stellt sich somit als in dorsaler Richtung eingerollt dar, da ja der Sipho das caudale Ende des Rumpfes bildet. Die Dorsalseite der Wohnkammer legt sich dem vorhergehenden Umgang eng an.

Fig. 276. Nautilus pompilius, Mundansicht. ¾ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel*.)

Die Freßwerkzeuge des Nautilus bestehen aus scharfen, vogelschnabelartig gestalteten, hornigen, an der Spitze verkalkten Kiefern. Es geht daraus hervor, daß Nautilus keinesfalls mikroorganische Nahrung zu sich nimmt, sondern auf größere, und zwar hauptsächlich hartschalige Beutetiere Jagd macht, unter denen in erster Linie die benthonischen Lebewesen in Betracht kommen.

Zu beiden Seiten des Kopfes steht je ein großes Auge, das aus einer sackartigen Einstülpung der Epidermis hervorgeht; ein Glaskörper fehlt, die äußere Augenöffnung ist klein.

Der Rumpf umschließt den Darm, das Herz, zwei Paar Nieren und die Geschlechtsorgane. Er wird von einem sehr stark ausgebildeten Muskel, dem „Haftmuskel", an der Innenseite der Wohnkammer festgehalten; die beiderseitigen Muskelansatzstellen werden durch ein vorderes und ein hinteres, quer an der Ventralseite verlaufendes Haftband untereinander verbunden. Der Verlauf des hinteren Haftbandes ist ungefähr parallel dem Profil der letzten Kammerscheidewand bzw. der hinteren Abschlußwand der Wohnkammer.

Auf der Bauchseite des Tieres liegt zu beiden Seiten je ein Paar Kiemen; in der Medianebene öffnet sich nach vorn der Trichter, der sich als eine tütenförmig nach unten zusammengerollte Platte darstellt. Der Trichter hat einerseits die Aufgabe, die Exkremente und Genitalsekrete sowie das nach der Kiemenatmung verbrauchte Wasser nach außen zu entleeren, anderseits durch rasches Ausstoßen von Wasser das Tier nach rückwärts zu treiben, so daß er zum Lokomotionsorgan wird.

Sowohl der ganze Rumpf wie auch die Atmungshöhle und der hintere Kopfabschnitt sind vom Mantel eingehüllt, welcher der Innenfläche der Schale dicht anliegt. Bei Annäherung eines Feindes zieht das Tier die Weichteile in die Wohnkammer der Schale zurück und verschließt die Öffnung mit der Kopfkappe (s. oben).

II. Bau der Nautilusschale. Die Schale des Nautilus wird aus zwei übereinander liegenden Schichten aufgebaut, deren äußere vom Mantelrande abgeschieden wird. Erhält dieser eine Verletzung, so macht sich dieselbe durch einen Defekt der Schale bemerkbar, der beim Weiterwachsen der Schale nicht ausgeglichen, sondern fortgesetzt wird. Die einmal gebildete Schale wird in ihren inneren Windungen von den sich an sie anlegenden äußeren vor Beschädigung geschützt, kann aber nicht regeneriert werden.

Die äußere der beiden Schalenschichten besteht aus sehr dicht aneinandergefügten Aragonitkügelchen, die eine milchigweiße bis gelbe Farbe besitzen; die Außenseite der Schichte ist bunt gezeichnet, und zwar besteht die Färbung in roten oder braunen, geflammten, radial verlaufenden Bändern. Die allgemeine Beschaffenheit der äußeren Schalenschichte ist porzellanartig und diese wird deshalb auch als Porzellanschichte bezeichnet.

Die Porzellanschichte ist von der unteren (inneren) etwas dickeren Schichte durch eine strukturlose Zwischenschichte getrennt; die Porzellanschichte besitzt eine Stärke von etwa $^1/_3$ mm, während die Gesamtdicke der Schalenschichten etwa 1 mm beträgt.

Die innere Schalenschichte besteht aus sehr zarten parallelen Lagern von Aragonit; sie weist starken Perlmutterglanz auf und wird daher als Perlmutterschichte von der Porzellanschichte unterschieden. Ihre Ausscheidung erfolgt von der Manteloberfläche; sie kann also auch nur im Bereiche der Wohnkammer gebildet werden, während in den nicht mehr von den Weichteilen erfüllten Hohlräumen (Gaskammern) des Gehäuses eine Regeneration verletzter Schalenteile nicht mehr stattfinden kann, soweit nicht eine Umwachsung solcher Wundstellen des Gehäuses beim Weiterbau der Schale eintritt.

Während in den ersten Wachstumsstadien beide Schalenschichten gleichmäßig ausgeschieden werden, findet von dem Augenblicke an, da sich die zweite Windung an die erste legt, nur mehr an den Flanken sowie an der Außenseite (Ventralseite) der Schale die Ablagerung der Porzellanschichte statt, so daß nur mehr die Perlmutterschichte im ganzen Bereiche des Mantels ausgeschieden wird.

Zwischen je zwei Umgängen der Schale, also zwischen der Porzellanschichte an der konvexen Ventralseite des inneren und der Perlmutterschichte an der konkaven Seite des äußeren Umganges, findet sich eine schwarz gefärbte, an kohliger Substanz reiche Zwischenschichte, die sogenannte schwarze Schichte. Sie wird von den dorsalen Partien des Mantels, wahrscheinlich unter Beteiligung der Kopfkappe, ausgeschieden.

Eine weitere in der Nautilusschale zu unterscheidende Schichte ist die Chitinschichte, die vom ringförmigen Haftbande des Haftmuskels abgeschieden wird.

Da die Orientierung des Tieres in der Wohnkammer derart ist, daß seine Bauchseite nach außen und die Rückenseite nach dem Mittelpunkt der Schale zu liegt, so entspricht die Außenseite des Gehäuses der Ventralseite, es ist „exogastrisch eingerollt“. Durch die Um-

wachsung der älteren, inneren Windungen durch die später angebauten bleibt im Mittelpunkte des Gehäuses eine nicht von den späteren Windungen überwachsene Partie frei, die sich bei der voll erwachsenen Schale als eine trichterförmige Einsenkung darstellt, die als „Nabel" bezeichnet wird; bei Nautilus erscheint dieser Nabel durch einen kalkigen Knopf, den Nabelkallus, beiderseits geschlossen, bleibt aber z. B. bei den Ammoniten in kleinerem oder größerem Ausmaß frei.

Die Scheidewände oder „Septen", welche die einzelnen Luftkammern oder (richtiger) „Gaskammern" voneinander abschließen und nur von den Siphonalöffnungen durchbohrt sind, bestehen nur aus der Perlmutterschichte; in den Winkeln zwischen den Septen und den Innenwänden der Umgänge kommt eine Schichte zur Ablagerung, die eine ähnliche Schichtung wie die Perlmutterschichte aufweist, aber aus Kalk besteht, der von dünnen Chitinlagen durchzogen ist.

Die Siphonalöffnung wird von einer nach hinten geöffneten, trichterförmigen Ausstülpung der Septenwand gebildet, der Siphonaltüte, in welche die kalkige, röhrenförmige Hülle des Sipho, die Siphonalhülle, genau hineinpaßt. Die Innenseite dieser Siphonalhülle weist einen zarten Chitinbelag auf.

Die Septen von Nautilus stellen sich als einfach gebaute, schüsselförmige, dem konvexen Hinterende des Tieres dicht anliegende und daher mit der konkaven Seite mündungswärts gerichtete (procoele) Wände dar, deren Ränder an der Außenseite der unverletzten Schale unsichtbar sind. An einem Steinkern eines fossilen Nautilus ist dagegen die Lage der Septen durch ihnen entsprechende vertiefte Linien auch auf der Außenfläche des Steinkernes, der ja den Innenausguß der Schale darstellt, deutlich zu verfolgen.

Fig. 277. Pleuronautilus Barrandei Hau., aus der oberen Trias vom Röthelstein bei Aussee (Salzkammergut). ¾ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*)

III. Wachstum der Nautilusschale. Die erste Hülle, die „Embryonalschale" des Tieres ist bisher unbekannt; vielleicht wird sie vom Tier bei der Anlage der zweiten Schalenkammer resorbiert. Nach einer Beobachtung Jaekels an dem Abdruck der Embryonalschale eines Nautiliden aus der oberen Trias vom Röthelstein bei Aussee in Steiermark (Fig. 277) scheint die Embryonalschale die Gestalt einer kugeligen Blase besessen zu haben und das gleiche darf wohl auch für den lebenden Nautilus angenommen werden, bei dem die erste erhaltene Schalenwindung nur eine Narbe an jener Stelle zeigt, an der die Embryonalhülle mit ihr in Verbindung stand.

Der Aufbau der Schale erfolgt in der geschilderten Weise, daß der Mantel an seiner ganzen Oberfläche im Bereiche der Wohnkammer die Perlmutterschichte abscheidet und an seinen Rändern — und zwar nur an den Flanken und an der Externseite — auch die über der Perlmutterschichte liegende Porzellanschichte bildet. Wenn die Wohnkammer allseits von Schalenschichten umkleidet ist, so scheint eine Streckung des Tieres stattzufinden, das sich allmählich aus der Mündung nach außen vorschiebt, wodurch eine Streckung des Hinterendes eintritt und der Sipho in die Länge gezogen wird. Das Hinterende des Mantels scheidet stickstoffreiche Gase aus, die sich am Hinterende des

Fig. 278. Orthoceras regulare, aus dem Devon von Oberscheld (Deutschland). — $^2/_3$ nat. Gr. Die dunkel gehaltenen Teile des Fossilrestes bezeichnen die *Schale*, die hellen den *Steinkern*, von dem die Schale abgebrochen ist. (Nach *Schlotheim*.)

Tieres zwischen dem die Wohnkammer abschließenden Septum und dem durch das Haftband nach außen und vorn abgegrenzten Raum sammeln; ist eine Streckung um den Betrag der Länge einer Gaskammer eingetreten, so tritt ein Stillstand im Vorrücken ein, und es beginnt die Bildung der Kammerscheidewand, die nach ihrer Fertigstellung einen gasdichten und wasserdichten Verschluß der so entstandenen Gaskammer bildet. Da der Sipho durch die kalkige Siphonalhülle umschlossen wird und eine Erneuerung des in den älteren Gaskammern befindlichen Gases nicht mehr erfolgen kann, so bleibt dasselbe, da auch ein Entweichen des Gases durch die Schalenwände unmöglich ist, so lange in den Gaskammern eingeschlossen, bis durch eine Verletzung, z. B. einen Schalenbruch, Wasser in die betreffende Gaskammer eintritt. Diese Einrichtungen der Nautilusschale, die sich in den Grundzügen durchaus gleichartig bei den Ammoniten wiederfinden, schließen ein Leben in stark brandenden Gewässern völlig aus, da die Gefahr der Verletzung der Gaskammern hier zu groß ist und eine Verminderung des Auftriebes der Gaskammern den Verlust der Schwimmfähigkeit zur Folge haben würde, deren die Tiere zweifellos bedurften, da sich die Bildung der Gaskammern als eine Einrichtung zum Ausgleiche des Körpergewichts bei Zurückziehung des Körpers in die Wohnkammer darstellt.

1. Ordnung: Nautiloidea.

I. Die Schalenformen der fossilen Nautiloidea und ihre Beziehungen zur Lebensweise. In den Grundzügen des Schalenbaues stimmen die fossilen Nautiloidea mit dem lebenden Nautilus überein; die Schale beginnt (bei Orthoceras) mit einer kugeligen Embryonalblase, die in einigen Fällen (besonders bei Jugendexemplaren) erhalten geblieben ist, da sie hier (im Gegensatz zum lebenden Nautilus) von einer kalkigen Hülle umgeben war. Auf diese Embryonalblase, den „Protoconch", folgt dann beim vollerwachsenen Tier eine Reihe von Gaskammern, die von der Siphonalröhre durchbrochen werden. Ist auch von den Weichteilen der fossilen Formen nichts erhalten geblieben, so ist doch die Übereinstimmung im Bau und ebenso in der Struktur ihrer Schalen mit dem lebenden Nautilus so groß, daß wir sie unbedenklich mit dieser Gattung in eine einheitliche Gruppe, die der Nautiloidea, vereinigen können.

Während uns jedoch die Nautilusschale das Bild eines in regelmäßiger Spirale eingerollten Gehäuses darbietet, begegnen uns unter den siluri-

schen und devonischen Nautiloideen, welche die Blütezeit des ganzen Stammes bezeichnen, die formverschiedensten Gehäusetypen.

In der Regel sieht man in den geradegestreckten und regelmäßig gebauten, schlank kegelförmigen Schalen, wie sie ein typisches Orthoceras (Fig. 278) darstellt, den Ausgangstypus aller übrigen Schalentypen. Unter diesen finden wir Formen, welche in ihrer Krümmung und Gestalt an ein Wisenthorn erinnern, wie z. B. Cyrtoceras (Fig. 279 A), während andere in ihrer Gesamtform und Krümmung an das Horn einer Säbelantilope gemahnen, wie z. B. Ascoceras (Fig. 280). Wieder andere gleichen durch die Art der Einrollung der immer noch offenen Schalenspirale Widderhörnern, wie z. B. Gyroceras (Fig. 281) oder Trochoceras (Fig. 279 B).

Es lag nahe, die verschiedenen Gehäusetypen derart zu gruppieren, daß geradegestreckte, bisonhornförmige bis widderhornförmige und zu einer vollen, geschlossenen Spirale eingerollte Typen zusammengestellt und in eine phylogenetische Reihe gebracht wurden.

Gegen die Durchführung einer derartigen Gruppierung ergaben sich jedoch Schwierigkeiten; so fand man

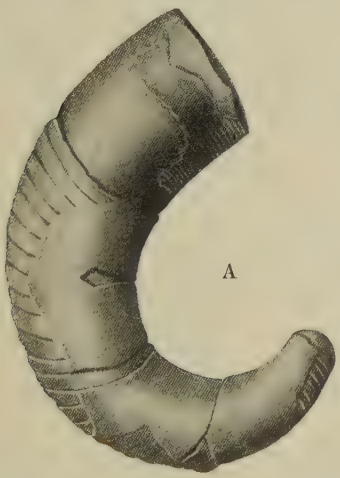


Fig. 279 A. Cyrtoceras, aus dem Obersilur Böhmens. Einzelne Fetzen der Schale sind noch über dem Steinkern erhalten, der die Einschnitte an Stelle der Schalensepten zeigt. (Nach *J. Barrande.*)

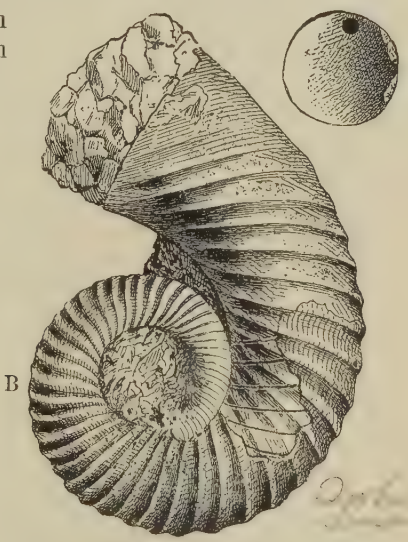


Fig. 279 B. ~~Trochoceras~~ optatum Barr., aus dem Obersilur von Lochkow in Böhmen. (Nach *J. Barrande.*)

in der Gattung Lituites (Fig. 282 A) einen Typus, der in seiner Jugend spiralig eingerollte Umgänge besitzt, aber bei weiterem Wachstum die Wohnkammer plötzlich von der Spirale loslöst und in gerader Richtung (wie ein Orthoceras) weiterwächst. Dazu kam noch folgendes:

Während die Schalenmündung des rezenten Nautilus ebenso wie die vieler anderer fossiler Gattungen den größten Querschnitt durch die Schale darstellt, ist bei vielen anderen Nautiloideen die Mündung verengt, indem die Vorderränder der Wohnkammer gegeneinander gebogen sind, so daß für den Durchtritt der Arme und des Trichters oft nur ein sehr kleiner Raum frei bleibt, der häufig eine T-förmige Gestalt besitzt, wobei der Querbalken des T der Austrittsstelle der Arme, der Mittelbalken des T aber der Austrittsstelle des Trichters entspricht. Die physiologische Bedeutung der Mündungsverengerung, die in den

verschiedensten Stämmen der Nautiloidea nachgewiesen ist, hatte bisher keine befriedigende Erklärung gefunden. Sie scheint darin zu liegen, daß bei Formen mit derart verengten Mundspalten kaum eine makrophage, sondern nur eine mikrophage Ernährungsart angenommen werden kann. Es würde sich in diesem Falle bei Typen mit weit offener Mündung, die als makrophage Typen zu betrachten wären, und bei den mikrophagen mit verengter Schalenöffnung um Folgeerscheinungen einer verschiedenen Nahrungsweise handeln, so wie wir auch bei den lebenden Dibranchiaten makrophage und mikrophage Typen zu unterscheiden haben.

Eine sehr auffallende Spezialisation der für den Durchtritt der Arme bestimmten, verengten Öffnung am Vorderende der Wohnkammer finden wir z. B. bei Hexameroceras (Fig. 283), bei dem sich oberhalb der medianen Trichterspalte drei Paare lateraler Querspalten finden. Daß diese sechs Querspalten für den Austritt dreier tentakelbesetzter Armpaare dienten, die im wesentlichen ebenso wie bei Nautilus angeordnet waren (Fig. 275), ist sehr wahrscheinlich.

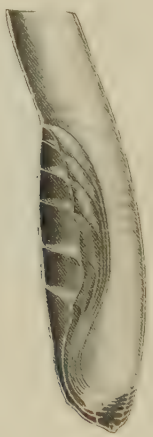


Fig. 280. Schematischer Längsschnitt durch die Schale von Ascoceras fistula Lindström. Obersilur Gotlands. — Die hinteren Gaskammern sind bereits abgeworfen worden. Auf der linken Seite des Schalendurchschnittes sind die sekundären Gaskammern (sechs an der Zahl) sichtbar. (Nach *Lindström*.)

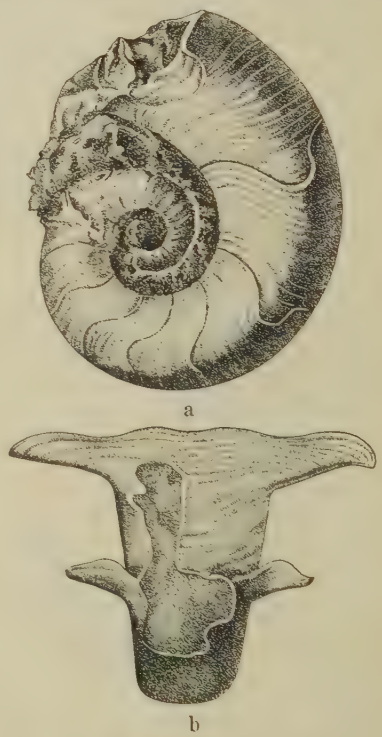


Fig. 281. Alte Mundränder (sogenannte „Parabelknoten“ und „Parabellinien“) von Gyroceras alatum, aus dem Unterdevon von Konjeprus in Böhmen. a = Seitenansicht, b = Außenansicht. (Nach *J. Barrande*.)

Daß wir in Lituites (Fig. 282 A, mit weit offener Mündung) und Ophidioceras (Fig. 282 B, mit verengter Mündung) sonst sehr ähnliche Schalenformen antreffen, bei denen die Anfangskammern in einer Spirale eingerollt, die späteren dagegen orthocerenartig gestreckt sind, legt den Gedanken nahe, daß die Schalenform und ihr Wechsel im Laufe des individuellen Wachstums wie im Verlaufe der Stammesgeschichte gleichfalls mit der Lebensweise in Beziehung stehen dürften. Daß die Schalenform ein Ausdruck der Funktion ist und mit dem Aufenthaltsort und der Bewegungsart in innigstem Zusammenhange steht, sehen wir bei den Bivalven, Gastropoden und Brachiopoden und dürfen dasselbe für

die Foraminiferen annehmen. Daß die Lebensweise es war, welche den in der Jugend spiral eingerollten Lituites ebenso wie Ophidioceras zur Streckung der Schale veranlaßte, die ihr im späteren Lebensalter einen Orthocerenhabitus verlieh, darf als sicher betrachtet werden; schwieriger ist die Entscheidung der Frage, welche Lebensweise diese Änderung herbeiführte.

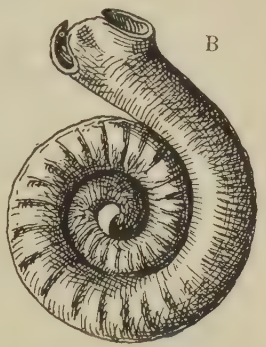


Fig. 282 B. Ophidioceras simplex Barr. — Obersilur (*E*) von Lochkow in Böhmen. — Nat. Gr. (Nach *J. Barrande.*)

Das gerade gestreckte Gehäuse von Orthoceras, das zahlreiche gasgefüllte Kammern enthielt, spricht dafür, daß diese Tiere eine freischwimmende Lebensweise, ebenso wie die überwiegende Mehrzahl der lebenden dibranchiaten Cephalopoden führten und wahrscheinlich die oberen Meeresschichten bewohnten. Die spiralig eingerollten Formen, zu denen auch der lebende Nautilus gehört, haben wohl eine ähnliche Lebensweise wie dieser geführt; die vier rezenten Arten dieser Gattung, die nur aus dem Gebiete zwischen der Malakkastraße und den Fidschi-Inseln bekannt sind, leben benthonisch, und zwar herdenweise und besiedeln die küstennahen Meeresböden der Flachsee. Ob Nautilus regelmäßig bis zur Meeresoberfläche aufzusteigen pflegt, ist nach neueren Beobachtern zweifelhaft. Wir können daher annehmen, daß Lituites und Ophidioceras in der Jugend eine benthonische Lebensweise führten wie Nautilus, und später zur freischwimmenden, d. i. nektonischen Lebensweise übergingen, die Orthoceras schon in der Jugend führte.

Fig. 282 A. Lituites lituus Montf., aus dem Untersilur. — In einem Moränengeschiebe in Ostpreußen gefunden. — 2/3 nat. Gr. (Nach *F. Noetling.*)

Daß die Schalenmündungen bei sonst sehr ähnlichen Schalentypen entweder weit geöffnet oder verengt sind, könnte dadurch erklärbar sein, daß Typen von gleicher Bewegungsart und gleichem Aufenthaltsort eine verschiedene Nahrungsweise hatten. Daraus würde sich folgende Zusammenstellung von jeweils gleichgestalteten Gehäusetypen mit verschiedener Mundöffnung ergeben:

Nahrungsweise makrophag (weite Schalenmündung):	Nahrungsweise mikrophag (verengte Schalenmündung):
1. Orthoceras	Gomphoceras
2. Ascoceras	Glossoceras
3. Cyrtoceras	Phragmoceras
4. Lituites	Ophidioceras
5. Nautilus	Hercoceras
6. Trochoceras	Adelphoceras.

Auf eine merkwürdige Erscheinung im Schalenbau der Phragmoceraten, die auf die Lebensweise dieser Cephalopoden sowie der übrigen mit verengter Mündung einiges Licht zu werfen scheint, hat unlängst H. Prell (1921) hingewiesen. Die Schale der Phragmoceraten ist oft

enorm verdickt und weist eine deutliche Sonderung in verschiedene Schichten auf, die sich durch ihre Oberflächenskulptur sehr bestimmt unterscheiden (Fig. 283 B, S_1 und S_2). Eine solche verschiedene Skulpturierung zweier übereinander liegender Schalenschichten ist kaum anders zu erklären als durch die Annahme, daß die Bildung der äußeren Schichte (S_2) von außen her erfolgte, so wie bei der Gastropodengattung Cypraea, die gleichfalls eine extrem verengte Mündung besitzt, das Gehäuse von außen her durch Abscheidungen des beim lebenden Tiere die Schale umschließenden Mantels verdickt wird. Dies würde für eine der Porzellanschnecke analoge Lebensweise sprechen und auch mit der allgemeinen Schalenform von Phragmoceras, Gomphoceras usw. in Einklang stehen, so daß wir uns diese Nautiloideen als kriechende Bewohner des Meeresgrundes vorzustellen haben, deren Nahrungsweise wahrscheinlich mikrophag gewesen ist.

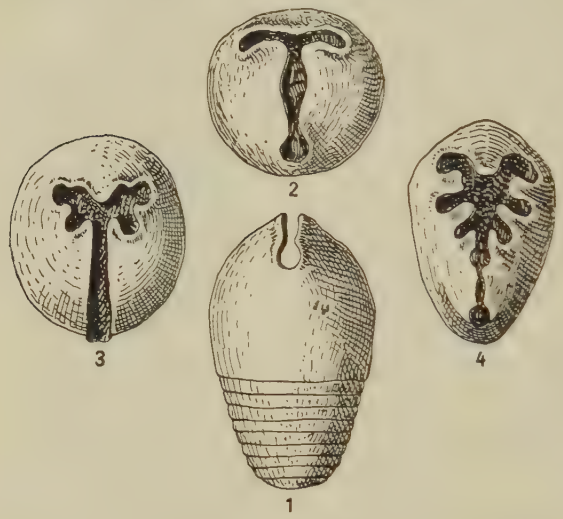


Fig. 283 A. Mündungen bei den ersten Kammern der Schale dreier verschiedener Nautiloidenstämme. 1, 2: Gomphoceras bohemicum Barr. Obersilur Böhmens (2 von der Mündung, 1 von der Seite gesehen). 3: Phragmoceras Panderi Barr. — Ebendaher. 4: Hexameroceras osiliense Jaekel. Obersilur von Ösel. (¾ nat. Gr.; 1—3 nach *K. A. v. Zittel*, 4 nach *O. Jaekel*.)

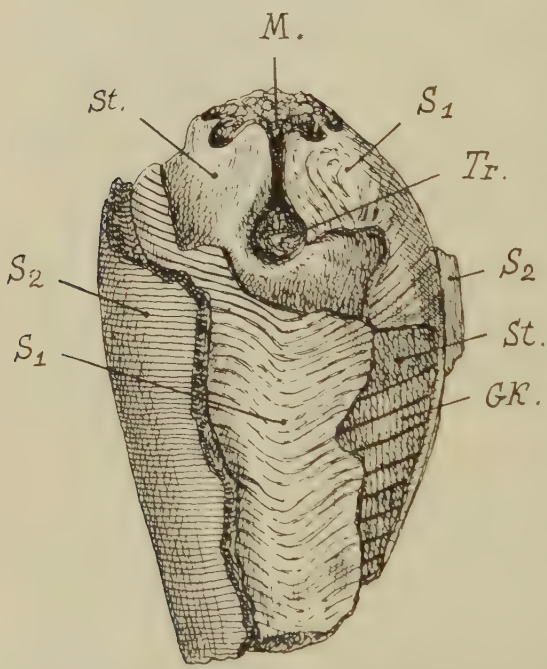


Fig. 283 B. Exemplar von Phragmoceras callistoma Barr., aus dem böhmischen Silur, mit den Resten zweier übereinander liegender Schalenschichten über dem Steinkern. (Nach *J. Barrande*.) *M.* = Mündung, *Tr.* = Austrittsstelle des Trichters, *St.* = Steinkern der Wohnkammer des Tieres, *GK.* = Gaskammern, S_1 = innere, S_2 = äußere Schale, beide mit verschiedener Außenskulptur.

Daß die Ausbildung und Größe der Gaskammern mit der Lebensweise der Nautiloidea zusammenhängt, wird durch eine merkwürdige Erscheinung bei Ascoceras, Glossoceras und ihren Verwandten sehr wahrscheinlich. Diese in der Familie Ascoceratidae zusammengefaßten Gattun-

gen weisen im Verlaufe ihrer individuellen Entwicklung einen abrupten Wechsel in der Art der Ausbildung ihrer Gaskammern auf. Die älteren Gaskammern werden in derselben Weise wie bei Orthoceras, Cyrtoceras usw. gebildet und reihen sich regelmäßig aneinander; dann tritt mit einem Schlage ein Stillstand in der Ausbildung normaler Gaskammern ein und es werden die weiteren Gaskammern, deren Höchstzahl 7 (meist 6) beträgt, an der Dorsalseite der Wohnkammer angelegt, die sich zuerst aufbläht, dann aber, bei weiterer Ausbildung neuer dorsaler Gaskammern infolge Verengerung des für die Weichteile reservierten Platzes röhrenförmig erweitert, bis das Wachstum seinen Abschluß findet. Die älteren regulären Gaskammern werden von dem Tiere abgeworfen, so daß nur mehr die an der Dorsalseite der Wohnkammer ausgebildeten jüngsten 6—7 Gaskammern in Funktion bleiben (Fig. 280).

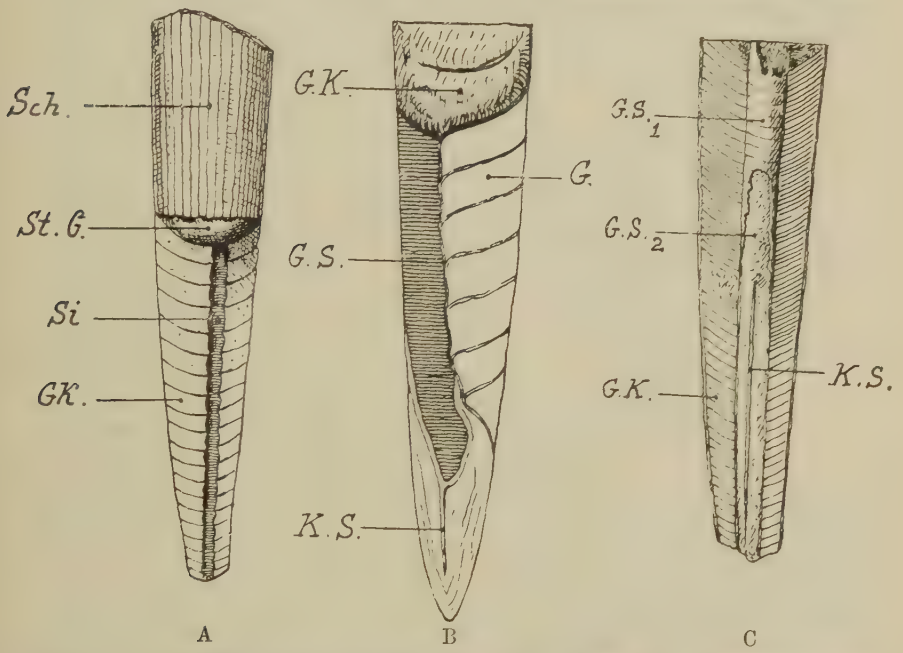


Fig. 284. A: „Normales" Orthoceras mit einfachem Sipho (*Sch.* = Schale, *St.G.* = Steinkern der Schale, *Si.* = Sipho, *GK.* = Gaskammer. Älterer Teil des Steinkernes im Längsschnitt gesehen.) B: Endoceras (vom „Nannotypus"), aus dem Untersilur von Öland (nach *G. Holm*). *G.K.* = Steinkern einer Gaskammer, von der Außenseite, *G.* = Längsschnitt durch eine Gaskammer, *G.S* = Längsschnitt durch den Großsiphonalraum, *K.S.* = Kleinsipho. C: Cameroceras aus dem Untersilur Nordamerikas (nach *R. Ruedemann*). Das Objekt ist der Länge nach im Bereiche der Gaskammern (*G.K.*) durchschnitten, während die Außenwand des Großsipho ($G.S._1$) erhalten ist; weiter unten ist diese aufgebrochen ($G.S._2$) und läßt den zentral im Großsipho gelegenen Kleinsipho (*K.S.*) erkennen.

Hier liegt allem Anscheine nach die Annahme einer ausgesprochen benthonischen Lebensweise vor, wofür auch die eiförmige bis kugelige Form der Wohnkammern sprechen würde; während also Lituites und Ophidioceras Typen darstellen, die von der benthonischen zur nektonischen Lebensweise übergegangen sind, repräsentieren die Ascoceratiden Formen, die umgekehrt von der nektonischen Lebensweise, wie sie z. B. Orthoceras führte, zur benthonischen übergegangen sind.

Die Erscheinung des Abwerfens der älteren Gaskammern in einer späteren Lebensperiode ist jedoch nicht auf die Ascoceratiden beschränkt. Auch bei einem Vertreter der Nautiliden, Discoceras aus

dem Silur Böhmens, findet eine Ablösung der älteren, zu einer geschlossenen Spirale eingerollten Windungen statt; Discoceras zeigt in jenen Fällen, wo die ganze Schale einschließlich ihrer älteren Teile erhalten ist, daß sich die Wohnkammer vom letzten Umgang ablöst, ähnlich wie bei Ophidioceras oder bei Lituites. Nach Abwurf der älteren Windungen tritt aber eine merkwürdige Erscheinung ein: die Außenskulptur der Wohnkammer setzt sich auf die konvexe Hinterwand der Wohnkammer, also auf die Rückseite des zuletzt gebildeten Septums fort (Fig. 286), wie dies F. Frech bei Discoceras antiquissimum (oberes Untersilur) gezeigt hat. Eine solche Skulpturbildung kann nur, wie bei der rezenten Dibranchiatengattung Argonauta (älteste Reste im Miozän Steiermarks gefunden), durch Ausscheidungen kalkabsondernder Drüsen von den zurückgeschlagenen, verbreiterten Armenden erfolgen; es wäre auch möglich, daß vorgezogene und zurückgeschlagene Lappen des Mantels die Aufgabe der Regeneration des hinteren Wohnkammerendes übernommen haben, ähnlich wie auch bei Phragmoceras (Fig. 283 B) die sekundäre Verdickung der Schale von außen her erfolgt sein muß. Hyatt nahm an, daß die aus den zwei dorsalen Armen hervorgegangene Kopfkappe des Tieres die Reparatur des Gehäuses von außen her besorgte. Dieselbe Erscheinung — Abwerfen der älteren Gaskammern und Reparatur des Hinterendes des verbleibenden Schalenrestes — ist ferner bei Orthoceras truncatum aus dem böhmischen Silur und bei Orthoceras dubium aus der oberen Trias von Aussee beobachtet worden; hier wurden jedoch nicht alle Gaskammern, sondern nur ein Teil derselben abgeworfen, was periodisch erfolgt zu sein scheint und jeweils vier Kammern betroffen hat. Wie bei den Ascoceratiden ist dieses Abwerfen der Gaskammern als ein Mittel anzusehen, um dem Gasauftrieb entgegenzuarbeiten und das benthonische Leben zu ermöglichen.

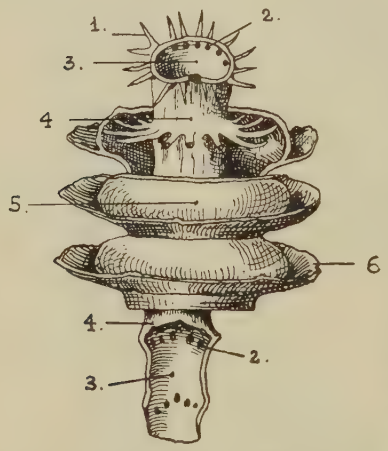


Fig. 285. Siphonalapparat von Actinoceras aus dem Untersilur Nordamerikas, in nat. Gr. Der zentral den Großsipho durchsetzende Kleinsipho steht durch Röhrenkränze mit den Gaskammern in Verbindung. 1 = Röhren, 2 = innere Röhrenöffnung, 3 = Innenwand des Kleinsiphonalraumes, 4 = Außenwand desselben, 5 = Außenwand des „Großsipho", 6 = Teile der aufgebrochenen Gaskammern. (Nach *L. Saemann.*)

II. Siphonalbildungen. Die bei Nautilus zu beobachtenden Verhältnisse in der Lage, Größe und Ausbildung des Sipho können durchaus nicht als Schema für alle Nautiloideen gelten, sondern stellen nur einen Spezialfall dar.

Allerdings haben die ältesten Nautiloideen, die bis jetzt bekannt geworden sind (Volborthella aus dem Unterkambrium Nordamerikas), einen dünnen, strangartigen Sipho und das gleiche sehen wir bei Orthoceras und Cyrtoceras, so daß der lebende Nautilus das Endglied dieser Reihe darzustellen scheint.

Ganz anders liegen jedoch die Verhältnisse z. B. bei Endoceras (Untersilur). Das sehr dünnschalige Gehäuse dieser zum Teil riesenhaften Tiere ist geradegestreckt wie bei Orthoceras, aber der Längsschnitt zeigt, daß es nicht von einem dünnen Sipho (Kleinsipho) durchzogen ist, sondern von einer weiten Röhre, dem „Großsipho", der

zuweilen die Hälfte der Schalendicke einnimmt. Im Inneren des Großsiphos ist der zuweilen erhaltene „Kleinsipho“ (daher Endosipho genannt) zu sehen, so daß es klar ist, daß der Großsipho eine andere morphologische Bedeutung haben muß. Betrachten wir die uhrglasförmigen Scheidewände zwischen den Abteilungen der Endocerasschale, die mit Einschnürungen des Großsipho zusammenfallen, so sehen wir dieselben tütenartig gegen die Gehäusespitze zu verlängert, so daß die „Großsiphonaltüten“ entstehen, die entweder bis zur Mitte der vorhergehenden oder in einzelnen Fällen sogar bis über die zwei vorhergehenden Tüten zurückreichen. Man kann nach der Verschiedenheit des Anfangsteiles des Großsipho unter den Endoceraten zwei Typen unterscheiden: bei der ersten (Suecocerastypus) beginnt der Großsipho als zugespitzte Keule und ist von seinem spitzen Anfang an bereits mit Gaskammern umgeben, bei der zweiten (Nannotypus) beginnt er als spitzer Kegel, ist zuerst nicht von Gaskammern umgeben, verjüngt sich aber plötzlich sehr stark und ist von der Stelle dieser Verjüngung an von Gaskammern begleitet (Fig. 284 B).

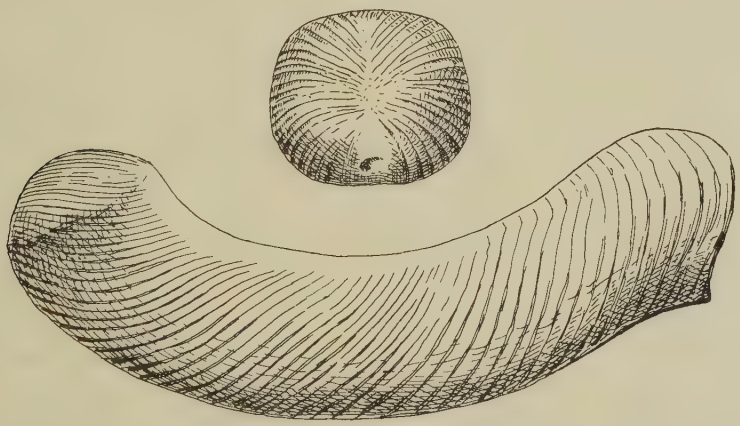


Fig. 286. Discoceras antiquissimum Roem., aus dem oberen Untersilur (gefunden in einem Moränengeschiebe bei Sadewitz in Schlesien). — Unten: Schale von der Seite gesehen; oben: Hinterende der Schale bzw. das Septum, an welchem der Abwurf der älteren Kammern erfolgte. (Nach *F. Frech*.)

Aus dem Verhalten des Endosipho zum Großsipho bei Cameroceras (Fig. 284 C) geht hervor, daß der „Großsipho“ nichts anderes als den ursprünglich vom Eingeweidesack ausgefüllten und vom Endosipho (später) durchzogenen Raum darstellt, so daß die Gaskammern nicht wie bei Nautilus oder bei einem Ammoniten die vom Tiere verlassenen Gehäuseteile darstellen, sondern von allem Anfang an als Gaskammern angelegt wurden. Es liegt also bei Endoceras dieselbe Erscheinung wie bei Ascoceras (nach dem Abwerfen der regulären Gaskammern) vor (Fig. 280).

Daß die sich um den Großsipho herumlegenden Gaskammern ihre Gasfüllung vom Sipho aus erhielten (von dem Endosipho, der dem Sipho des Nautilus allem Anschein nach homolog war), geht aus dem Vorhandensein eines Kranzes zarter Röhrchen hervor, die vom Endosipho von Actinoceras (Fig. 285) ausstrahlen und die Wand zwischen dem Großsipho und den Gaskammern durchbrechen.

Bei Actinoceras sieht man aber noch etwas weiteres. Bei ihm (Fig. 287) wie bei vielen anderen Orthoceratiden mit weitem Zentralraum für einen „Großsipho“ treten an der Innenseite der Großsiphonal-

wand Kalkringe auf, die das Lumen der Röhre einengen (daher „Obstruktionsringe“ genannt), und zwar ist diese Einengung am stärksten in den ältesten Teilen der Großsiphonalwandungen.

Diese Einengung des ursprünglich weiten zylindrischen Raumes hängt zweifellos mit einem Rückzuge des Eingeweidesackes aus den älteren Schalenteilen gegen die jüngeren zusammen und kann auch vielleicht für die Ausbalanzierung der Schale eine wichtige Rolle gespielt haben.

Ein ähnlicher, wenn auch in anderer Form erfolgender Rückzug des Eingeweidesackes aus den älteren Teilen des Großsipho findet auch bei Cameroceras statt (Fig. 284 C).

III. Systematik. Während in früherer Zeit bei den Versuchen, eine systematische Gruppierung der Nautiloidea durchzuführen, der verschiedenen Form des Gehäuses ein zu hohes Gewicht beigelegt wurde, ist später die Anatomie der Siphonalregion zur Grundlage von systematischen Unterscheidungen gemacht worden. Man hat zuerst in der Lage des Siphos (zentral, ventral oder dorsal) morphologische Unterscheidungsmerkmale zu sehen gemeint, aber dies hat sich ebenso als unhaltbar erwiesen wie der Versuch, die verschiedene Richtung der Siphonaltüten als Basis einer Nautiloideensystematik anzunehmen. Endlich hat sich auch der Versuch nicht bewährt, aus der Form der Siphonaltüten Folgerungen auf die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Typen abzuleiten. Erst die scharfe Unterscheidung zwischen den Formen, bei denen ein „Großsipho“ neben dem „Kleinsipho“ auftritt, und jenen Formen, denen ein Großsipho fehlt, sowie einer dritten Gruppe, bei der wieder der Kleinsipho fehlt, aber der Großsipho durch Obstruktionsringe weitgehend verengert wird, scheint den tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen Rechnung zu tragen, so daß jetzt mindestens drei Hauptstammeslinien der Nautiloideen erkennbar sind (nach E. Dacqué, 1921):

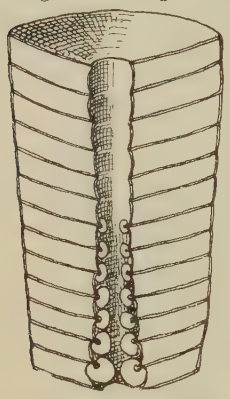


Fig. 287. Actinoceras docens Barr. — Obersilur (*E*) von Dvoretz in Böhmen.—Längsschnitt durch einen Teil des Gehäuses; Sipho mit „Obstruktionsringen“. Nat. Gr. (Nach *J. Barrande*.)

1. Stamm: Wahrscheinlich mit Volborthella im unteren Kambrium beginnend. Nur ein dünner Endosipho „Kleinsipho“ („Alleinsipho“) vorhanden, der als dünnes Röhrchen das Gehäuseinnere durchzieht und im Laufe der phylogenetischen Entwicklung bis zu dem rezenten Nautilus keine Veränderung erfährt. Hierher gehört z. B. Orthoceras (s. s.) und Cyrtoceras.

2. Stamm: Ohne Kleinsipho (Endosipho), sondern nur mit „Großsipho“, der aber später, wie z. B. bei Actinoceras (Fig. 287), durch Obstruktionsringe im Inneren des Großsipho verengert wird, so daß derselbe eine im Laufe der Stammesgeschichte immer weiter fortschreitende Einengung bzw. Rückbildung erfährt.

3. Stamm: Das Gehäuse ist von einem weiten „Großsipho“ durchzogen, der in der Jugend den ganzen Eingeweidesack enthält. Der Endosipho oder Kleinsipho durchzieht das Innere des Großsipho seiner ganzen Länge nach, z. B. bei Cameroceras (Fig. 284 C) und Endoceras (Fig. 284 B). Der vom Großsipho erfüllte Raum bei Endoceras entspricht daher dem Wohnkammerraum eines Nautilus oder eines

typischen Orthoceras, während die Gaskammern eines Endoceratiden nicht den Gaskammern eines Orthoceras oder Nautilus homolog sind, sondern den Sekundärkammern von Ascoceras (Fig. 280), die als ein später gebildeter teilweiser Ersatz für die normal gebildeten, aber im späteren Leben abgeworfenen Gaskammern dienten.

Wenn die Gehäuse eines Endoceras und eines Orthoceras äußerlich gleich erscheinen, so sind sie doch ihrem inneren Baue nach so verschieden, daß es sich in dieser Ähnlichkeit nur um eine konvergente Anpassung an dieselbe Lebensweise handeln kann. Das gleiche gilt auch für die kuhhornartig gekrümmten Gehäuseformen, die auch im Stamme der Endoceratiden auftreten und eine Verwandtschaft mit Cyrtoceras und analog gestalteten Formen vortäuschen (z. B. Ascoceras, Fig. 280).

IV. Geologisches Vorkommen und Erhaltungszustand der fossilen Nautiloidea. Die fossilen Nautiloidea sind ebenso wie der lebende Nautilus ausschließlich Meerestiere gewesen. Während aber die lebenden Nautilusarten den Meeresgrund bewohnen und nur sehr selten an der Meeresoberfläche beobachtet werden, werden die leeren Gehäuse der abgestorbenen Tiere durch den Auftrieb der Gaskammern in die Höhe gehoben und von Strömungen weit verschleppt; sie gelangen auf diese Weise zusammen mit den Leichen von strandbewohnenden Organismen in typische Strandablagerungen.

Obwohl derartige Verschwemmungen leerer Gehäuse, worauf schon J. Walther hingewiesen hat, auch in den Zeiten der Blüte des Cephalopodenstammes zu den häufigen Erscheinungen gehört haben dürften und sich aus ihnen die weite Verbreitung gewisser Cephalopodenarten erklären ließe, so ist doch andererseits auffallend, daß die meisten Cephalopodenarten an bestimmte Gesteinstypen und Faunenverbände, also an bestimmte Fazies, gebunden erscheinen, und zwar sind sie in der Regel in Kalken oder kalkreichen Gesteinen, viel seltener in sandigen oder vorherrschend tonigen Sedimenten anzutreffen. Dies scheint dafür zu sprechen, daß sie mehr oder weniger bodenständige Typen gewesen sind, deren Reste zwar vereinzelt, wie die Schalen des rezenten Nautilus, in Strandablagerungen gelangt sind — wir haben im Vorkommen von Aturia Aturi in den Strandsanden des Miozäns von Eggenburg ein Beispiel dafür —, aber im allgemeinen doch auf ihr Lebensgebiet, d. h. die Kalkschlammgründe, beschränkt geblieben sind, soweit es sich nicht um freischwimmende, pelagische Formen handelt.

Nur in wenigen Fällen ist bei fossilen Nautiloidea die Schale unversehrt erhalten geblieben; der Perlmutterglanz der inneren Perlmutterschichte ist noch in einzelnen Fällen, wie bei tertiären Nautilen und Aturien, zu beobachten, fehlt aber gewöhnlich. In der Regel ist die Porzellanschichte, deren Außenseite beim lebenden Nautilus rostbraune Flammen auf hellem Grunde zeigt, zerstört, aber in sehr seltenen Fällen, wie bei vereinzelten Exemplaren von Orthoceras aus dem Silur Nordamerikas und dem Devon von Paffrath bei Köln, sind Spuren der ehemaligen Farbenzeichnung der Porzellanschale erhalten geblieben. Sonst sind die Schalen überhaupt aufgelöst und nur der Steinkern des Innenraums der Schale erhalten, so daß an Stelle der Septen vertiefte Furchen auf den Steinkernen den Verlauf der Querwände der Gaskammern bezeichnen. Oft fallen bei solchen Steinkernen die einzelnen, derart abgeteilten Ausfüllungen der einzelnen Gaskammern auseinander, wenn sie nicht durch die Siphonalröhren untereinander in fester Verbindung gehalten werden. In seltenen Fällen liegen Pseudomorphosen in kristal-

linischem Kalkspat nach Schalen vor, die, wie z. B. bei einem Nautilus aus den Tithon-(Oberjura-)Kalken von Ernstbrunn in Niederösterreich, dadurch entstanden sind, daß zuerst die Schale der Auflösung durch das im Gestein zirkulierende Wasser verfiel, später aber in den dadurch entstandenen Hohlräumen zwischen Steinkern und Außenabdruck Kalkspat auskristallisierte. Dann wurde auch das umgebende dichte Gestein, in diesem Falle fast reiner (99,9%) kohlensaurer Kalk, aufgelöst, und da kristallisierter Kalzit schwerer löslich ist als dichter Kalkstein, so entstand rund um die Kalzitpseudomorphose des Nautilusgehäuses ein Hohlraum, auf dessen Boden die Pseudomorphose langsam niedersank und in prachtvoller Erhaltung liegen blieb.

V. *Geologische Verbreitung der Nautiloidea.* Die ersten Spuren schalentragender Nautiloideen begegnen uns in der noch ungenügend bekannten Gattung Volborthella im unteren Kambrium. Erst in den obersten Schichten derselben Formation erscheinen zahlreichere Typen, die bereits eine Differenzierung nach der Schalenform zeigen, da sowohl geradegestreckte Formen neben hornartig oder in loser Spirale eingekrümmten sowie auch regelmäßig spiral eingerollte Typen sich in diesen Schichten vorfinden. Mit diesem Zeitraume beginnt die Blütezeit der Nautiloideen, welche das ganze Silur hindurch andauert und in dieser Zeit den Höhepunkt erreicht. Aus dem oberen Silur sind bis jetzt über 1500 Arten, darunter etwa 1160 aus Böhmen beschrieben worden; schon im Devon beginnt ein auffallender Rückgang der Nautiloideen, was in der geringen Zahl der bisher unterschiedenen Arten (rund 250) zum Ausdruck kommt. Noch immer ist die im Silur in zahlreichen Arten vertretene Gattung Orthoceras durch sehr viele Arten (etwa 131) vertreten; im Karbon geht aber auch diese Gattung stark zurück, während sich die um Nautilus gruppierenden Gattungen in zahlreiche Arten gespalten zeigen. Noch stärker ist der Rückgang in der Permformation, in der nur mehr wenige Gattungen den Stamm vertreten; an der Wende der paläozoischen und mesozoischen Epoche sind außer den Nautiliden nur mehr einige Orthoceren vorhanden, deren letzte Ausläufer in der oberen Trias der Alpen lebten. Seither ist nur mehr die Familie der Nautiliden am Leben. Im Alttertiär Ägyptens erreicht ein Nautilide, Hercoglossa (Fig. 288) aus den Schichten der unteren Mokattamstufe (Mitteleozän), eine bedeutende Körpergröße mit einem Schalendurchmesser von fast einem halben Meter und stellt eine tertiäre Riesenform unter den Nautiliden dar. Seit dem Tertiär sind jedoch auch die Nautiliden in stetem Rückgang, ziehen sich langsam aus den kälter werdenden Meeren zurück und leben heute nur mehr in vier Arten der Gattung Nautilus in der Südsee zwischen den Sunda- und den Fidschi-Inseln im tieferen Stillwasser, von wo aus sie gelegentlich an die Meeresoberfläche aufsteigen.

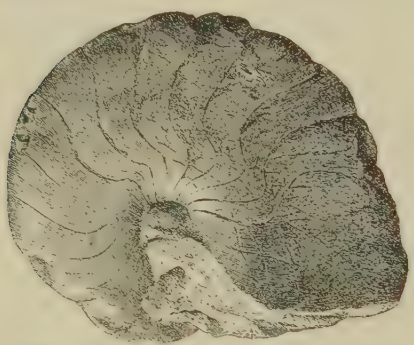


Fig. 288. Hercoglossa Tuomeyi Clark u. Martin, aus dem Eozän von Maryland, in $^1/_3$ nat. Gr. (Nach *W. B. Clark* und *G. C. Martin*.)

VI. *Beispiele fossiler Nautiloideen.* 1. Endoceras (Fam. Endoceratidae.) Die Schalenform ist die eines sehr schlanken, langen und

spitzen Kegels (Fig. 284 B), der bei einer Riesenform, Endoceras duplex Wahlbg. eine Länge von 2 m bei einer Maximaldicke von 30 cm erreichte; die Schale aller Endoceratiden ist sehr dünn. Neben den geradegestreckten auch schwach gekrümmte (Piloceras im Untersilur Englands und Nordamerikas) und stark gekrümmte (Cyrtocerina im Untersilur).

2. Orthoceras. (Fam. Orthoceratidae). Die Schalenform ist die eines schlanken, gleichmäßig von der Spitze bis zur Mündung an Dicke zunehmenden Kegels (Fig. 278); neben sehr langgestreckten Gehäusen (Gruppe der Longicones) (Fig. 284 A) treten auch sehr kurze stumpfkegelförmige Schalen (Gruppe der Brevicones) auf, die aber meist zu anderen Gattungen gestellt werden (Fig. 287). Die Schale ist zumeist ganz glatt, zeigt aber mitunter feingewellte Zuwachsstreifen.

Vielleicht ist in der Gattung Orthoceras die Wurzel der Ammonoideen einerseits und der hexapoden Endocochlia (Belemnoidea im Sinne der älteren Autoren) andererseits zu erblicken. Als Übergangsglied würde die devonische Ammonoideengattung Bactrites mit geradegestrecktem Gehäuse anzusehen sein. In der oberen Trias treten sowohl Orthoceren als die den Belemnoidea zugerechneten Aulacoceratiden nebeneinander auf; wenn in beiden Fällen nicht, was immerhin möglich ist, nur weitgehende Konvergenzfälle infolge gleichartiger Lebensweise vorliegen, könnte es sich hier in der Tat um Andeutungen einer genetischen Verbindung handeln, die aber einstweilen nur vermutungsweise geäußert werden darf. Innerhalb des Nautiloideenstammes dürfte den Orthoceren kaum die Rolle einer gemeinsamen Stammgruppe zufallen; die Wurzeln der verschiedenen Stämme sind wahrscheinlich in einer Vorläufergruppe der Orthoceratiden zu suchen, die sich noch während des älteren Kambriums in verschiedene Äste spaltete.

3. Nautilus (Fam. Nautilidae). In diese Gattung werden die Schalentypen gestellt, die sich enge an die lebende Gattung Nautilus anschließen und in der Regel (beim erwachsenen Tier) aus drei Umgängen bestehen, die dicht aneinander liegen. Neuere Untersuchungen haben es indessen wahrscheinlich gemacht, daß der Typus „Nautilus" wiederholt unabhängig aus verschiedenen Ahnenformen von Orthocerastypus entstand.

Die Grenzlinien der Gaskammern, die auf Steinkernen den zerstörten Scheidewänden oder Septen der Schale entsprechen und die man als Lobenlinien oder Suturen bezeichnet, verlaufen bei den primitiveren Typen in einfach geschwungenem Bogen; bei spezialisierten Formen erfährt die Bogenlinie der Sutur entweder eine leichte wellenförmige Krümmung, oder es kommt sogar zu einer tiefen Ausbuchtung nach hinten und einem Vorsprung der Lobenlinie zu beiden Seiten dieser Ausbuchtung, die als Lobus bezeichnet wird. Die nach vorn vorspringenden Abschnitte der Lobenlinie werden als Sättel unterschieden, und zwar nennt man den dem Mittelpunkte der Schale, also der morphologischen Dorsalseite des Tieres genäherten Sattel den Internsattel, den dem konvexen Außenrand oder der morphologischen Ventralseite des Tieres genäherten Sattel den Externsattel. Bei noch höher spezialisierten Nautilen i. w. S. kann es sogar nahe dem Außenrande zu einer zweiten Ausbuchtung und damit zur Entstehung eines Seitensattels oder Lateralsattels kommen, so daß dann in der Richtung von innen nach außen (oder von der Dorsalseite zur Ventralseite der Schale) zu unterscheiden sind: 1. Internsattel, 2. Internlobus, 3. Lateral-

sattel, 4. Externlobus, 5. Externsattel (z. B. bei Nautilus franconicus aus dem oberen Jura, Fig. 289).

4. Gyroceras (Fam. Nautilidae), das vom Silur bis zum Karbon lebte, besaß eine nicht in geschlossener, sondern offener Spirale eingerollte Schale mit einfach geschwungenen Lobenlinien. Die Schale war entweder mit feinen Anwachsstreifen oder mit Rippen oder Knoten verziert (Fig. 281).

5. Ophidioceras (Fam. Nautilidae) ist eine silurische Gattung, deren ältere Umgänge spiralig eingerollt sind, während der letzte Abschnitt des Wachstums durch den Bau einer geradegestreckten Röhre bezeichnet wird. Die Mündung der Wohnkammer ist durch einen stark vorgezogenen Laterallappen verengt, die Lobenlinien verlaufen in einfach geschwungener Linie (Fig. 282 B).

Bei der Gattung Lituites (Fig. 282 A), die derselben Verwandtschaftsgruppe wie Ophidioceras angehört, erreicht der geradegestreckte Gehäuseabschnitt eine bedeutende Länge. Auch diese Gattung ist nur aus dem Silur bekannt.

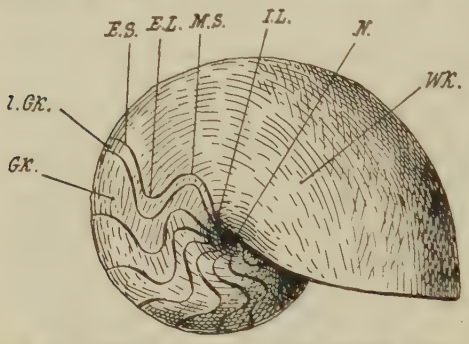


Fig. 289. Nautilus franconicus Oppel, aus dem Oberjura von Staffelstein in Franken. $^3/_4$ nat. Gr. (Nach A. *A. v. Zittel.*) *l.GK.* = letzte Gaskammer, *GK.* = Gaskammer, *E.S.* = Externsattel, *E.L.* = Externlobus, *M.S.* = Lateralsattel oder Mediansattel, *I.L.* = Internlobus, *N.* = Nabel, *WK.* = Wohnkammer.

6. Pleuronautilus (Fam. Nautilidae). Diese aus der mittleren Trias des Salzkammergutes bekannte Gattung ist durch weit offenen Nabel gekennzeichnet; der erste Umgang rollt sich nicht sofort zu einer geschlossenen Spirale ein, sondern ist kuhhornförmig gekrümmt, und erst vom zweiten Umgang an legen sich die Windungen zu einer geschlossenen Spirale aneinander (Fig. 277).

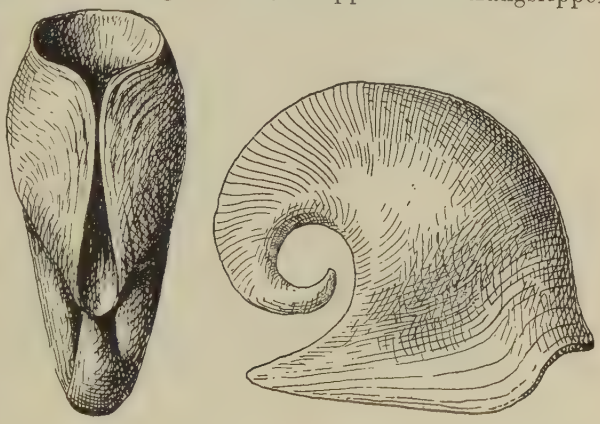
7. Trochoceras (Fam. Nautilidae), eine vom Untersilur bis zum Devon verbreitete Gattung, zeigt die Schale nicht in der medianen Symmetrieebene eingerollt, sondern diese bildet eine entweder nach links oder nach rechts gewundene lose Spirale. Der Sipho ist dem Externrande der Schale genähert, die meist mit Querrippen verziert ist (Fig. 279B).

8. Ascoceras (Fam. Ascoceratidae). Diese Gattung ist nebst ihren Verwandten im Obersilur Europas und Nordamerikas verbreitet und unterscheidet sich durch den auffallenden plötzlichen Wechsel im Aufbau der Gaskammerwände während des Wachstums durchaus von allen übrigen Cephalopoden. Die ersten Gaskammern der leicht gekrümmten Schale werden wie sonst bei den Nautiloidea angelegt; dann hört, wenn die Schale eine gewisse Länge erreicht hat, diese Art der Septenbildung plötzlich auf, und die Neuanlage der nächsten Gaskammer erfolgt an der Dorsalwand der Wohnkammer oberhalb des Rumpfes sowie in Gestalt sehr dünner Kammern am Hinterende der Wohnkammer. Das Tier rückt nun von da nur ganz langsam in der Wohnkammer vor und baut noch weitere Gaskammern (ungefähr fünf bis sechs) an die erste Gaskammer innerhalb der Wohnkammer an. Dann erfolgt zuletzt ein Abwerfen der älteren, regulär aufgebauten Gaskammern (Fig. 280).

Zweifellos steht dieser Wechsel in der Septenbildung in Zusammenhang mit der Lebensweise; das Tier trachtet offenbar danach, dem Auf-

trieb der Gaskammern entgegenzuarbeiten. Dies deutet darauf hin, daß Ascoceras und seine Verwandten in der Jugend eine nektonische, im Alter dagegen eine rein benthonische Lebensweise führten. Ähnliche Erscheinungen werden wir bei den fossilen Dibranchiatengattungen Cuspiteuthis aus dem Lias und Mucroteuthis aus dem Braunen Jura antreffen, bei denen jedoch der abrupte Wechsel im Aufbau des Rostrums durch das Aufgeben der benthonischen und Annahme der nektonischen Lebensweise zu erklären ist, also den umgekehrten Fall wie bei den Ascoceratiden darstellt. Ein Gegenstück zu dem Abwerfen der älteren Gaskammern finden wir bei Orthoceras truncatum und O. dubium sowie bei Discoceras antiquissimum, das als Konvergenzerscheinung infolge gleichsinnigen Wechsels der Lebensweise wie bei Ascoceras anzusehen ist.

9. Cyrtoceras (Fam. Cyrtoceratidae). Die Schale dieser Gattung, die vom obersten Kambrium bis zum Perm bekannt ist, erscheint kuhhornförmig gebogen und besitzt eine entweder glatte oder quergerippte, zuweilen auch durch Verbindung von Querrippen mit Längsrippen gitterförmig skulpturierte Schale (Fig. 279 A). Der Sipho ist meist der Ventralseite der Schale genähert und ist mitunter durch radial gestellte Kalkblätter versteift.



A B

Fig. 290. Schale von Phragmoceras Broderipi Barr., aus dem Obersilur (*E*) von Lochkow in Böhmen, A von der Mündung, B von der Seite gesehen. — $^{3}/_{8}$ nat. Gr. (Nach *J. Barrande.*)

10. Phragmoceras (Fam. Cyrtoceratidae) ist nur aus dem Silur bekannt. Die Schale umfaßt beim erwachsenen Tier nur etwas mehr als einen ganzen Umgang und ist in offener Spirale gewunden (Fig. 290 B); sie nimmt auffallend rasch an Größe zu und endet mit einer relativ weiten Mündung, die seitlich durch einen vorgeschlagenen lappenartigen Fortsatz in einen oberen, runden Mündungsteil für die Arme und einen langgestreckten, medianen, unteren Schlitz für den Trichter geteilt erscheint (Fig. 283 B, 290 A). Die obere Öffnung kann durch weitere Einschnürungen unterteilt werden, so daß sich nach der Zahl dieser Einschnürungen die Gattungen Tetrameroceras, Hexameroceras (Fig. 283 B, 283 A *4*) und Octomeroceras mit vier, sechs oder acht Einbuchtungen des Mundrandes unterscheiden lassen, während Phragmoceras (Fig. 290) und die Gattung Gomphoceras (Fig. 283, 1, 2) eine T-förmige Mündung mit nur einem Armeinschnitt beiderseits aufweisen. Der Sipho von Phragmoceras ist der konvexen Schalenseite (d. i. der Ventralseite des Tieres) genähert.

11. Gomphoceras (Fam. Gomphoceratidae). Dieser Typus ist vom Untersilur bis zum Karbon bekannt und schließt sich in der meist geradegestreckten, selten schwach gekrümmten Gestalt der Schale an die Orthoceratiden an. Da jedoch die Schale meist eiförmig oder birnen-

förmig ist, wie z. B. bei G. bohemicum (Fig. 283 A), so ist anzunehmen, daß diese Nautiloideen keine flinken Schwimmer wie die extrem schlanken Orthoceren (z. B. Orthoceras regulare, Fig. 278) gewesen sind, sondern eine benthonische Lebensweise führten: ihre Ernährungsart dürfte, nach der stark verengten Mündung zu schließen, mikrophag und nicht makrophag wie die der typischen Orthoceren gewesen sein.

2. Ordnung: Ammonoidea.

I. Organisation des Ammonitentieres. Da die Ammoniten, die einst in ungeheurer Formenfülle die Meere der Vorzeit bewohnten, seit dem Ausgang der Kreideformation gänzlich erloschen sind, so sind wir bei der Frage nach der Organisation des Tieres selbst nur auf die Befunde angewiesen, welche uns die Schale darbietet; in keinem einzigen Falle, auch nicht in den der Erhaltung von Weichteilen relativ günstigen

Fig. 291. Rekonstruktion eines Liasammoniten. (Nach *E. Fraas*.)

lithographischen Schiefern der oberen Juraformation Bayerns, sind uns Abdrücke der Arme oder andere Reste der Weichteile von Ammonitentieren erhalten geblieben.

In den Grundzügen scheinen wohl die Ammonoideen ähnlich organisiert gewesen zu sein wie die Nautiloideen (Fig. 291). In beiden Fällen wird vom Tier eine äußere Schale abgeschieden, die sich in mehr oder minder zahlreiche Gaskammern und eine Wohnkammer geschieden erweist; wie bei den Nautiloideen wurden die Gaskammern von dem Sipho durchbohrt, der häufig eine kalkige Röhre absondert, die uns in vielen Fällen erhalten geblieben ist. Der Körper eines Ammoniten ist also wohl zweifellos auf die Wohnkammer beschränkt gewesen, und nur der Siphonalstrang, der sich als eine Verlängerung des Mantels darstellt, durchsetzt die von der Hinterwand des Mantels abgeschiedenen Scheidewände zwischen den einzelnen Gaskammern, die ebenso gasdicht gegeneinander abgeschlossen waren wie bei den Nautiloideen. Der Sipho ist zuweilen (z. B. bei Harpoceras Lythense aus dem oberen Lias [ε] Schwabens) fossil erhalten geblieben.

Wir werden jedoch durch verschiedene Erwägungen zu der Annahme geführt, daß die Schale der Ammonoideen nicht ähnlich wie die eines Gastropoden oder des lebenden Nautilus vollkommen frei getragen

wurde, sondern daß sich Weichteile von außen her der Schale anlegten, ähnlich wie dies bei der lebenden Argonauta der Fall ist, dessen Weibchen eine Schale besitzt, die von dem dorsalen, stark verbreiterten Armpaar ausgeschieden wird. Wenn auch die Schale von Argonauta unter keinen Umständen mit den Ammonitenschalen homologisiert werden darf, wie dies mehrfach geschehen ist, so zeigt uns doch diese bei einem lebenden Dibranchiaten auftretende Eigenschaft der Schalenbildung durch spezialisierte Arme den Weg, auf dem vielleicht manche Außenskulpturen der Ammonitenschalen sowie Reparaturen von Verletzungen der Gaskammern zustande gekommen sind, die ja von innen her nicht verheilen konnten.

Der Körper eines Ammoniten wurde am hinteren Ende der Wohnkammer in derselben Weise durch Haftbänder festgehalten, wie dies beim lebenden Nautilus der Fall ist; man hat ihre Eindrücke in einigen Fällen beobachtet.

Auch das Vorhandensein eines der Kopfkappe der Nautilen entsprechenden Organs scheint als sicher betrachtet werden zu dürfen. Wie schon F. A. Quenstedt (1849) gezeigt hat, ist in einzelnen Fällen die Wohnkammeröffnung durch zwei symmetrische Kalkplatten, die Aptychen, verschlossen, welche in der Regel dem Mündungsquerschnitt entsprechen und zweifellos als Verschlußstücke der Wohnkammer gedient haben. Ob jedoch die Aptychen von zwei der Kopfkappe der Nautilen homologen oder ihnen nur analogen Organen, d. i. von dorsal stehenden Armen abgeschieden wurden, entzieht sich einstweilen der sicheren Feststellung, obwohl es wahrscheinlich ist, daß eine Homologie und nicht nur eine Analogie vorliegt. Zuweilen ist eine einheitliche Deckelplatte, ein Anaptychus, vorhanden (Fig. 331).

Wie aus der Bildung der sogenannten „anormalen Wohnkammern" hervorgeht, fand bei verschiedenen Ammonoideen ein Abschluß des Schalenwachstums nach Erreichung eines gewissen Lebensalters statt. Von einer wiederholten Bildung einer solchen „anormalen" Wohnkammer, ihrer Auflösung beim Weiterwachsen der Schale und neuerlicher Bildung nach Abscheidung einer neuen Wohnkammer kann, wie Pompeckj gezeigt hat, keine Rede sein; wenn eine anormale Wohnkammer überhaupt gebildet wurde, so geschah dies nur einmal im Laufe des Lebens (Fig. 299).

Bei verschiedenen Ammoniten treten lappenartige Vorsprünge an der Mündung der Wohnkammer auf, die als „Ohren" bezeichnet zu werden pflegen. Bei Triasammoniten sind sie bis jetzt noch niemals, häufig dagegen bei Ammoniten des Juras und der Kreide beobachtet worden (Fig. 339, 342). Welche Beziehungen sie zu den Weichteilen des Tieres hatten, und ob sie als Armstützen oder dergleichen funktionierten, ist bisher nicht aufgeklärt.

Ein Trichter ist wahrscheinlich bei den Ammoniten ebenso wie bei den übrigen Cephalopoden vorhanden gewesen, aber seine Lage ist unsicher.

Bei allen Ammonoideen ist ein Sipho nachweisbar, der bei den älteren, paläozoischen Gattungen wahrscheinlich in einer chitinösen und darum nicht erhaltungsfähigen Röhre eingeschlossen war; bei späteren Typen kommt es zu Kalkabscheidungen in der Siphonalhülle, die sich in konzentrischen Schichten übereinanderlegen und erhalten geblieben sind. Die Lage des Sipho ist bei den zu den primitiven, paläozoischen Ammonoideen gehörigen Clymenien der konkaven Innenseite der Windungen

(wohl der Dorsalseite des Tieres entsprechend wie bei den Nautiloidea) genähert, besitzt aber bei anderen paläozoischen Typen eine wechselnde Lage, nimmt in den innersten Windungen zuerst eine dem Verhalten bei Clymenia entsprechende innere Lage, dann aber allmählich eine der Externseite genäherte und endlich in den jüngsten Windungen eine durchaus externe („randständige") Lage ein (vgl. Fig. 314 und 335).

Die Ammoniten sind (ob alle, ist zweifelhaft) vivipar gewesen, wie aus dem Vorhandensein zahlreicher, bereits mit Aptychen versehenen Embryonen am Hinterende der Wohnkammer einer Oppelia steraspis aus den Solnhofener Schiefern hervorgeht.

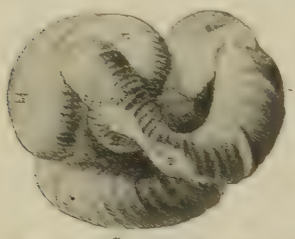


Fig. 292. Ein sessil benthonischer Ammonit, Nipponites mirabilis Yabe, aus der oberen Kreide Japans. ½ nat. Gr. (Nach *Yabe*.)

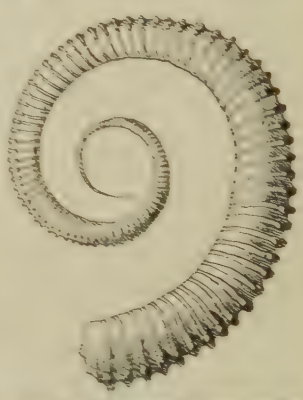


Fig. 293. Spiroceras bifurcatum. Qu. Oberer Dogger von Ehningen in Württemberg. Nat. Gr. (Aus *K. A. v. Zittel*.)

II. Schale der Ammonoidea. A. Form. Die Grundform der Ammonitenschale ist ein in geschlossener Spirale eingerolltes, bilateral symmetrisches Gehäuse. Nur in seltenen Fällen weicht das Gehäuse von der Symmetrie ab, wird turmförmig wie z. B. bei Turrilites (Fig. 301), dessen Umgänge sich in immer größeren Windungen wie bei einer Turmschnecke (Turritella) aneinanderlegen; auch der Sipho kann in seltenen Fällen aus der medianen Symmetrieebene zur Seite verschoben sein, so daß die Scheidewände asymmetrisch werden, ohne daß jedoch der symmetrische Gesamtbau der Schale dadurch beeinflußt würde.

In manchen Fällen liegen freilich auch stark asymmetrische Gehäuse vor, wie z. B. bei Jugendexemplaren von Oxynoticeras oxynotum und O. Janus, bei welchen die Asymmetrie zwar die Skulptur und Wölbung der Schale, aber nicht die Scheidewände betroffen hat. (Weitere Beispiele sind Amphiceras Suessi

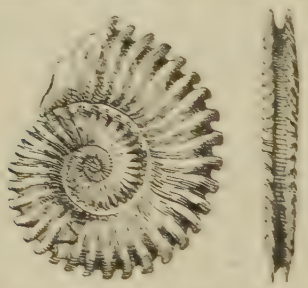
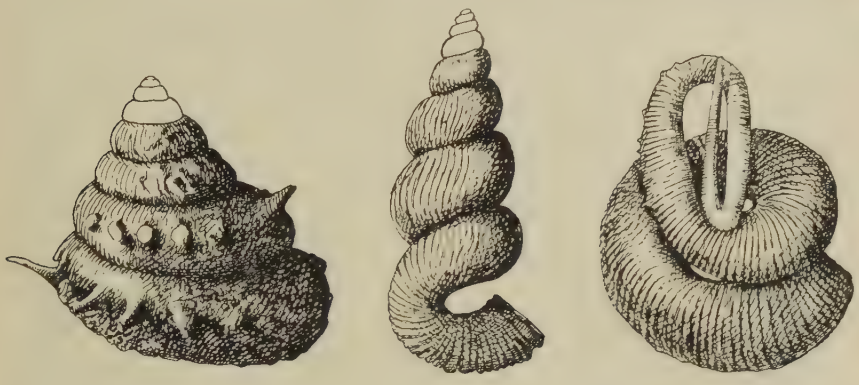


Fig. 294 A. Choristoceras rhaeticum Gümbel, aus der obersten Trias von Klamm b. Kössen in Salzburg. ½ nat. Gr. (Nach *E. v. Mojsisovics*.)

Fig. 294 B. Ancyloceras Matheronianum d'Orb., aus dem Neokom von Cassis bei Marseille. 1/12 nat. Gr. (Nach *A. d'Orbigny*.)

und Psiloceras abnorme.) Unter den in Schneckenspirale aufgerollten Gehäusen, wie bei Cochloceras (Trias, Fig. 319), Turrilites (Fig. 301, 295 A), Helicoceras, Heteroceras (Fig. 295 B, 330), Hamitoceras (Fig. 295 C), Nipponites (Kreide) sind die der letztgenannten Gattung am eigentümlichsten gestaltet, indem nur die älteren Windungen regelmäßig aufgerollt sind, während die späteren bald links, bald rechts gewunden erscheinen und in dieser Hinsicht an die Windungen der Schneckengattung Vermetus erinnern (Fig. 292; vgl. Fig. 248).

Zu verschiedenen Zeiten ist bei Angehörigen verschiedener Ammonitenstämme die regelmäßige Einrollung zu einer geschlossenen Spirale aufgegeben worden. Hierbei sind zuweilen lockere Spiralen entstanden wie bei Crioceras oder bei Spiroceras (Fig. 293), ein Typus, der sich schon in der Trias bei Choristoceras ausgebildet zeigt



A. *B.* *C.*

Fig. 295. A: Turrilites Komotai Yabe (Anfangswindungen ergänzt), aus der oberen Kreide der Provinz Ishikari in Japan (nach *H. Yabe*, umgezeichnet und rekonstruiert). — B: Heteroceras polyplocum Röm., aus der oberen Kreide Westfalens (nach *K. A. v. Zittel*). — C: Hamitoceras (nov. gen.) simplicicostatum Whitfield, aus der oberen Kreide der Black Hills, Dakota, Nordamerika (nach *R. P. Whitfield*, umgezeichnet und ergänzt). (Die Abtrennung von Hamitoceras als gen. nov. ist notwendig, weil aus der Verschiedenheit der Anfangswindungen bei ihm und bei Heteroceras deutlich die verschiedene Abstammung ersichtlich ist. Es handelt sich hier um konvergente Anpassungen an die gleiche Lebensweise bei vorgerücktem Lebensalter, während Heteroceras und Hamitoceras in der Jugend eine verschiedene Lebensweise geführt haben müssen und von verschiedenen Ahnenformen abzuleiten sind. — Alle Figuren stark verkleinert.)

(Fig. 294 A). Bei diesem Typus kommt es in ähnlicher Weise wie bei vereinzelten silurischen Nautiloideen mitunter zur Ausbildung von Stacheln oder Blättern, welche in den Zwischenraum zwischen den nicht aneinanderschließenden Windungen vorspringen. Bei anderen Formen, die sich an Crioceras anschließen, wuchs die Wohnkammer nach Loslösung von

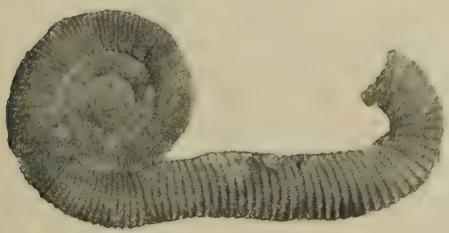


Fig. 296. Macroscaphites Ivani, aus der unteren Kreide (Barrêmien) von Barrême, Frankreich. ½ nat. Gr. (Orig.)

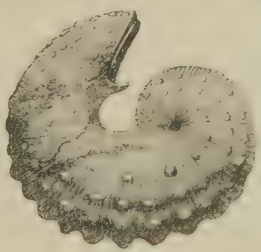


Fig. 297. Scaphites spiniger Schlüt., aus der oberen Kreide (Senon) Norddeutschlands. ½ nat. Gr. (Nach *Schlüter*.)

der Spirale ein Stück weit in gerader Richtung fort, wie bei Ancyloceras (Fig. 294 B), um sich dann wieder nach hinten umzubiegen, wobei jedoch die mediane, bilaterale Symmetrieebene der Schale aufrecht erhalten blieb. Ein analoger Typus wie Ancyloceras ist der einer ganz verschiedenen Gruppe angehörende Macroscaphites, gleichfalls eine der Kreideformation eigentümliche Gattung (Fig. 296). Auch Scaphites (Fig. 297) mit dickerem, in den Anfangswindungen ebenso wie Macroscaphites

in geschlossener Spirale eingerolltem, dann geradegestrecktem und am Ende hakenförmig zurückgebogenem Gehäuse stellt eine von der regulären Spiralform abweichende Type dar, der sich die merkwürdigen Gattungen Hamites und Ptychoceras anschließen (Fig. 298); bei letzterer liegt das hakenförmig umgebogene Wohnkammerende dem geradegestreckten, vorher gebildeten Schalenteil dicht an. Schließlich treten uns in Rhabdoceras Suessi (obere Trias des Salzkammergutes, Fig. 320) und in Baculites (über 25 Arten aus der Kreideformation) im Alter völlig geradegestreckte und nur in der Jugend spiral eingerollte Gehäusetypen entgegen (Fig. 302), die an die gleichgestalteten Orthoceren erinnern, ohne jedoch mit diesen unmittelbar verwandt zu sein, da sie von spiral gerollten Ahnen abstammen. So sehen wir also auch unter den Ammoniten, freilich viel seltener, jene Formen wiederkehren, die bei den Nautiloideen des Paläozoikums, z. B. bei Lituites (Fig. 282 A) auftreten („Nebenformen").

Fig. 298. Ptychoceras Emericianum d'Orb., aus dem Aptien Frankreichs. (Nach *F. A. Quenstedt*.) Nat. Gr.

B. Schalenskulptur. Die Ammoniten bilden wegen der oft sehr ausgeprägten, zierlichen Skulptur seit langem ein Hauptsammelobjekt der privaten Sammler. Ursprünglich haben die Ammonoidea, wie die Schalen der Goniatiten und Clymenien zeigen, glatte Gehäuse besessen, auf denen sich nur feine, dem Mündungsrand der Wohnkammer entsprechende Zuwachsstreifen, seltener von diesen unabhängige Querrippen oder der Spirale folgende Spriallinien vorfinden. Die Anwachsstreifen verlaufen entweder gerade oder in schwachem, einfach oder doppelt nach vorn vorgewölbtem Bogen auf den Flanken der Umgänge und sind auf der Mittellinie der Externseite der Schale in der Regel nach hinten umgebogen (Fig. 315). Fig. 303 zeigt den Verlauf der Anwachsstreifen bei den Clymenien.

Unter den eigentlichen „Ammoniten" treten uns sowohl glatte wie schwachgestreifte Formen als auch solche mit starker Skulptur (Fig. 337–345) entgegen, die in Gestalt von Rippen, Wülsten, Knoten und Stacheln entwickelt sein kann. Man hat vielfach äußerliche Ähnlichkeiten und Übereinstimmungen der Skulptur als Zeichen einer engeren Verwandtschaft zwischen diesen Formen betrachtet, obwohl es sich in diesen äußeren Ähnlichkeiten nur um ganz unabhängig voneinander entstandene Bildungen handelt, die vielleicht zum Teil durch eine gleichartige Lebensweise bedingt sind. Die großen Knoten und Stacheln vieler Ammonitengehäuse sind nur dann zu beobachten, wenn die Schalen selbst erhalten geblieben sind, während auf Steinkernen solcher Schalen nur seichte Erhöhungen an Stelle der Stacheln sichtbar sind, weil die ursprünglich hohlen Stacheln der Schale am Mundrande der Wohnkammer als tütenförmige Ausstülpungen angelegt werden, aus denen sich beim Weiterwachsen der die Schale und so auch die Knoten und Stacheln abscheidende Mantel zurückzog; durch einen von der Perlmutterschichte (vgl. bei Nautilus, S. 180) gebildeten Verschluß von innen aus wurde der hohle Stachel vom Schaleninneren abgeschlossen und bei der Zerstörung der Schale im Laufe des Fossilisationsprozesses blieb nur der Abdruck des von der Perlmutterschichte gebildeten Verschlusses auf dem Steinkern zurück.

Die Richtung der Rippen und Anwachsstreifen ist bei den „Ammoniten" von der bei Clymenien und Goniatiten auftretenden in der

Regel dadurch verschieden, daß sie sichelförmig gekrümmt und an der Externseite nach vorn vorgezogen erscheinen (Fig. 304).

In manchen Fällen kommt es bei den Querrippen zu einer einfachen bis vielfachen Gabelung, die besonders stark bei den Perisphinctes-Arten des oberen Jura und der unteren Kreide, z. B. bei den „virgatoiden" Typen der oberjurassischen bis unterkretazischen Wolgastufe Rußlands ausgebildet ist (Fig. 340).

C. Wachstum der Schale, Unterbrechung und Abschluß desselben. Bei der Mehrzahl der Ammoniten erfolgt sowohl die Größenzunahme der Windungen als auch die Ausbildung der Skulptur von den inneren Windungen an bis zur Erreichung des voll erwachsenen Zustandes durchaus gleichmäßig. Bei verschiedenen Typen aus verschiedenen Familien läßt sich jedoch eine in gesetzmäßigen Zwischenräumen verlaufende Unterbrechung des normalen Schalenwachstums und eine Unterbrechung der normalen Skulpturierung der Schale beobachten. Dies geschieht in der Regel durch mehr oder minder starke Einschnürungen oder, was seltener zu beobachten ist, durch Radialwülste. Beispiele für die Ausbildung solcher Querfurchen, die an allen Windungen auftreten, sind z. B. bei Joannites, bei Phylloceras zetes, bei Lytoceras quadrisulcatum oder bei Perisphinctes scruposus (Fig. 340) zu beobachten. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Ammoniten nimmt die Größe der Windungen nach einem ganz bestimmten, regelmäßigen Verhältnis zu, das jedoch bei den verschiedenen Gattungen und Familien ganz verschieden ist. Während die Größenzunahme der Windungen z. B. bei Clymenia etwa in derselben Weise wie bei der Gastropodengattung Planorbis erfolgt, ein Typus, der uns auch bei Psiloceras und vielen anderen Ammoniten entgegentritt, findet in anderen Fällen, wie bei Arietites und Aegoceras, die Größenzunahme noch viel langsamer, bei einer dritten Gruppe, wie bei Oppelia und vielen anderen Gattungen der verschiedensten Stämme, noch viel schneller statt, wobei die älteren Umgänge von den rasch anwachsenden jüngeren Umgängen so weit umfaßt werden, daß entweder nur ein sehr enger „Nabel" (wie bei Nautilus, s. oben) als kleiner Trichter freibleibt, an dem man von außen her einen Teil der inneren bzw. älteren Umgänge wahrnehmen kann, z. B. bei Phylloceras (Fig. 327), oder ein vollständiger Verschluß des Nabels eintritt, wie bei Arcestes aus der Trias (Fig. 325).

In manchen Fällen kommt es jedoch bei den Ammoniten nicht nur zu einer kurzen Unterbrechung des Wachstums, nach deren Ablauf die Schale gleichmäßig nach dem für jede einzelne Form geltenden Verhältnisse zwischen inneren und äußeren Windungen weitergebaut wird; die letzte Wohnkammer ist mitunter durchaus anders gestaltet als die älteren Schalenteile, indem sie entweder geknickt oder bauchig erweitert, mit langen Ohren oder Querwülsten versehen ist, und sich, wie z. B. Lobites delphinocephalus oder Oppelia macrotela (Fig. 299) zeigen, sehr bestimmt von der übrigen Schale unterscheidet. Derartige Wohnkammern sind ein Kennzeichen des Abschlusses des Wachstums der Ammonitenschale (J. F. Pompeckj), ebenso wie die vom Mundrande der Wohnkammer vorspringenden Ohren erst mit dem Abschlusse der Schalenbildung vorgebaut werden und auf diese Weise wenigstens die Flanken der wahrscheinlich weit aus der Schale hervortretenden und nicht mehr ganz zurückziehbaren Weichteile schützen.

D. Aptychen. Die schon früher erwähnten vorderen Verschlußstücke der Wohnkammer sind in der Regel als paarig entwickelte Platten

(Fig. 335), selten als eine einheitliche Deckelplatte („Anaptychus", Fig. 331) ausgebildet. Über ihre funktionelle Aufgabe kann mit Rücksicht auf vereinzelte Fundstücke (Fig. 300) kein Zweifel bestehen. Ihre Struktur ist von der Schalenstruktur verschieden; ihre Substanz erscheint hornig-kalkig, und zwar verteilt sich dieselbe derart, daß in den drei Schichten, aus denen jeder Aptychus besteht, die äußere und die innere leicht zerstörbar sind, während die stärkere, aus Röhrenzellen aufgebaute Mittelschichte der Zerstörung am längsten Widerstand leistet und darum am ehesten den Fossilisationsprozeß zu überdauern vermochte.

E. Die Septen (Kammerscheidewände) und ihre Funktion. Für die systematische Gliederung der Ammonoideen hat die Art der Ausbildung der die Gaskammern trennenden Scheidewände oder Septen bisher die Hauptrolle gespielt, da man erkannte, daß die Ähnlichkeiten oder Verschiedenheiten der Skulptur für diese Fragen ganz belanglos sind, ebenso wie die Wohnkammerlänge, die bei den einzelnen Arten und Gattungen um verhältnismäßig große Beträge schwankt.

Fig. 299. Wohnkammerformen nach Abschluß des normalen Wachstums der Ammonitenschale: A von Oppelia macrotela Opp., aus dem Tithon Mährens; B Lobites delphinocephalus Hauer, aus der Obertrias von Aussee, Steiermark. (Nach *E. v. Stromer.*)

Fig. 300. Aptychus latus Mey., aus dem lithographischen Schiefer (Tithon) von Solnhofen. (Nach *F. A. Quenstedt.*)

Da in vielen Fällen, ja meistens sogar, die Schalen der Ammoniten zerstört und nur ihre Steinkerne erhalten geblieben sind, so sind uns auch zumeist nicht die Septen selbst, sondern nur der an ihrer Stelle liegende Hohlraum zwischen den Steinkernen je zweier Wohnkammern erhalten. Die an der Oberfläche des Ammonitensteinkerns sichtbaren vertieften Linien, die diesen Zwischenräumen entsprechen, nennt man Lobenlinien, bei denen ebenso wie bei den Nautiloideen Loben (die nach hinten gerichteten Ausbuchtungen der Linie) und Sättel (die nach vorn gerichteten Vorwölbungen der Linie) unterschieden werden (vgl. oben, S. 203).

Daß die Septen des lebenden Nautilus vom Hinterende des Eingeweidesackes ausgeschieden und vom Siphonalstrang durchbohrt werden, gibt uns die Berechtigung, das gleiche auch für die Ammonoidea anzunehmen. Die Septen stellen gasdichte und wasserdichte Verschlüsse der einzelnen Gaskammern dar; ursprünglich einfach und schwach gewellt, wie bei den devonischen, noch sehr an Nautiloideen erinnernden Septentypen (Goniatiten und Clymenien), erfahren die Lobenlinien schon bei den karbonischen Typen eine Komplikation, die sich im Laufe der Entwicklung des Ammonitenstammes zu den komplizierten Formen steigert, wie sie z. B. die Lobenlinie von Pinacoceras Metternichi aus der oberen Trias des Salzkammergutes aufweist (Fig. 308, 322 c).

Wenn wir ein hochspezialisiertes, durch zahlreiche Ausbuchtungen kompliziertes Septum, z. B. das eines Phylloceras (Fig. 307), Lytoceras (Fig. 328) oder Pinacoceras (Fig. 308) mit dem Septum von Nautilus (Fig. 275) vergleichen, so erkennen wir, daß die Oberfläche einer solchen Scheidewand die einer einfachen, nur schwach vorgewölbten, um ein

Vielfaches an Flächenraum übertrifft. Da die Septen vom Hinterende des Eingeweidesacks ausgeschieden werden, so muß auch dieser bei den Ammoniten mit derartig hochspezialisierten Septen entsprechend größer gewesen sein, und da weiter die Ausscheidung des die Gaskammern füllenden Gases von derselben Hinterwand des Eingeweidesacks erfolgt, wenn er sich vom Septum abgelöst hat und nach vorn vorschiebt, so ergibt sich, daß die Gaskammern solcher Typen mit stark komplizierten Septen viel rascher mit Gas gefüllt worden sein müssen, als bei einem Typus, wie z. B. Nautilus. Die schrittweise sich steigernde Komplikation der „Lobenlinie" bzw. der Kammerscheidewand im Laufe der Stammesgeschichte der Ammonoideen zeigt, daß es sich um ein durch Vererbung gefestigtes und stetig gesteigertes Anpassungsmerkmal handelt.

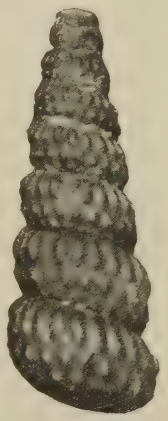


Fig. 301. Turrilites costatus Lamk., aus dem Cenoman Südindiens. ½ nat. Gr. (Orig.)

Da wir beim lebenden Nautilus, der sich hauptsächlich auf dem Meeresboden aufhält und somit ein benthonischer Typus ist, beobachten können, daß er, wenngleich selten, an die Meeresoberfläche aufzusteigen vermag und imstande ist, sich bei drohender Gefahr durch Einziehen des Körpers in die Wohnkammer und die dadurch bedingte Gewichtsvermehrung sinken zu lassen, werden wir dasselbe auch für die Ammonoideen mit gekammerten Schalen annehmen dürfen. Da sich aber bei Nautilus ein Herausstrecken der Arme aus der Wohnkammer durch eine Verringerung des spezifischen Gewichts äußern würde, so müßte, wenn sich das Tier nicht an festen Gegenständen des Meeresbodens mit Hilfe seiner Tentakel anklammert, in diesem Falle der Auftrieb so stark werden, daß das Tier automatisch zur Meeresoberfläche emporsteigen würde.

Wie J. v. Pia gezeigt hat, ist die möglichst rasche Bildung einer neuen Scheidewand für das Tier von großem Vorteil, da es ihm dadurch möglich ist, wieder nach Belieben auf- oder niederzusteigen, je nachdem der Niveauwechsel durch die Annäherung von Feinden bedingt ist und eine Flucht entweder nach oben oder nach unten einen Ausweg aus der Gefahr ermöglicht. Je größer die Fläche ist, an welcher die Bildung des kalkigen Septums und die Ausscheidung des die Kammer füllenden Gases erfolgt, desto schneller wird das Tier wieder in der Lage sein, nach freiem Belieben einen vertikalen Ortswechsel auszuführen. Wenn die hintere Fläche des Eingeweidesacks, die das Septum und das Gas ausscheidet, reich gefaltet ist, so wird die Oberfläche vergrößert (wie z. B. bei der Lunge, den Darmzotten, der Plazenta, dem Gehirn) und bei größtmöglicher Raumausnützung auf einen hohen Grad der Leistungsfähigkeit gebracht. Der große Vorteil liegt

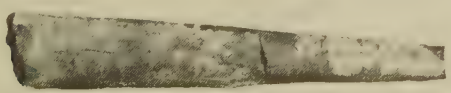


Fig. 302. Baculites ovatus, aus der oberen Kreide von Dakota, etwa ¼ nat. Gr. (Orig.)

Fig. 303. Clymenia serpentina Mstr., Devon Deutschlands. Etwa ½ nat. Gr. (Nach *Munster*.)

für das Tier darin, die bestimmte, notwendige Gasmenge, die als Auftrieb für das größer werdende Tier erforderlich ist, rasch erzeugen zu können und dabei die Schale nur wenig vorbauen zu müssen. Betrachten wir den in Fig. 308 schwarz eingezeichneten Zwischenraum zweier Scheidewände von Pinacoceras Metternichi, so sehen wir, daß der Abstand der Vorderwand von der Hinterwand sehr gering ist und weit hinter dem eines Nautilus zurückbleibt. Daß die in dieser Gaskammer eingeschlossene Gasmenge viel größer ist, als wenn die Vorder- und Hinterwand der Gaskammer bei gleich geringem Abstand voneinander als flache Scheiben entwickelt wären, ist einleuchtend.

Die Komplikation der Scheidewände erfolgt aber nicht längs der ganzen Ausdehnung derselben gleichmäßig, sondern ist am stärksten in der Randzone ausgeprägt, wo die Septen sich an die Innenseite des Gehäuses anlegen. Es scheint daraus hervorzugehen, daß die Funktion der Septen als Stützwände des Gehäuses und als Traversen durch eine übermäßige Einfaltung des Septengewölbes leiden würde; da die Septen nicht nur gasdichte Abschlußwände der Gaskammern darstellen, sondern, wie E. Pfaff gezeigt hat, auch mechanische Aufgaben als Versteifungsapparate des Gehäuses zu erfüllen haben, so ist dadurch die Beschränkung der Einfaltung auf die peripheren Teile der Septen erklärt, weil einfache Gewölbe druckwiderstandsfähiger sind als gefaltete Gewölbe. Hingegen wird durch die Einfaltung und Zerschlitzung der Randteile der Septen eine festere Verbindung und Verkeilung derselben mit der Schale bewirkt.

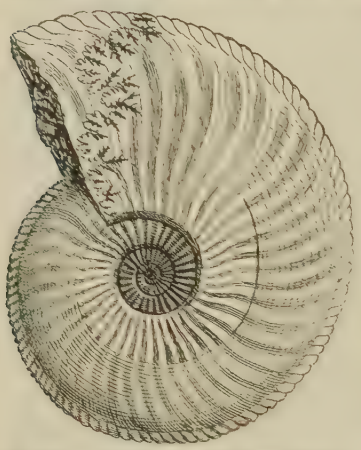


Fig. 304. Amaltheus margaritatus Montf., aus dem Lias Deutschlands. Der letzte Umgang ist im Externteile von der durch parallele Linien kenntlichen feinen Runzelschichte bedeckt. (Nach *Zittel*.)

Wie bei den Suturlinien oder Lobenlinien der Nautiloidea werden die nach vorn gewendeten Vorwölbungen als „Sättel", die nach hinten geöffneten Buchten als „Loben" unterschieden. Man unterscheidet zunächst Externsättel und Externloben, Internsättel und Internloben, je nach ihrer Lage in der Nähe des konvexen Außenrandes oder des konkaven Innenrandes der Windungen. Jederseits, d. h. auf jeder „Flanke" einer Windung, liegt, von außen nach innen aneinandergereiht, gewöhnlich zunächst der mediane Externlobus (= Siphonallobus, wenn der Sipho der Außenseite genähert ist), dem sich der Externsattel anschließt; dann folgt der vordere Laterallobus und der vordere Lateralsattel, dem sich der hintere Laterallobus und der hintere Lateralsattel anreihen, während der wieder median gelegene Internlobus (= Antisiphonallobus bei externer Lage des Sipho) den Abschluß bildet. Die Grundzahl der Loben beträgt daher auf beiden Schalenseiten zusammen sechs. Derartige Typen bezeichnet man als Ammoniten mit „normaler" Lobenzahl oder „vollzähligen" Loben und unterscheidet solche mit geringerer als Typen mit „unterzähligen", solche mit höherer als Typen mit „überzähligen" Loben. Zu diesen Loben und Sätteln treten bei vielen Formen noch „Hilfsloben" oder „Auxiliarloben" bzw. Auxiliarsättel" hinzu, die zwischen dem hinteren Lateralsattel und dem Internlobus liegen, während die sekun-

dären Sättel und Loben zwischen dem ersten Lateralobus und dem Externlobus als „Adventivsättel" und „Adventivloben" bezeichnet werden. Die Anwendung dieser Bezeichnungen, die in der deskriptiven Ammonitenliteratur eine große Rolle spielen, ist übrigens keineswegs einheitlich, und dieser Verschiedenheit der Terminologie entspricht auch eine weitgehende Meinungsverschiedenheit über die phylogenetische Bedeutung dieser Vorsprünge und Buchten der Lobenlinie.

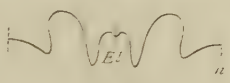


Fig. 305.

Fig. 306.

Fig. 307.

Fig. 308.

Fig. 305—308: Lobenlinien verschiedener Ammonoideentypen. Fig. 305: Gephyroceras, Oberdevon; Fig. 306: Ceratites nodosus, Mitteltrias; Fig. 307: Phylloceras Nilssoni, Oberlias; Fig. 308: Pinacoceras Metternichi, Obertrias. (Nach *Zittel*.) *El* = Externlobus, *n* und *N* = Nabel, *As* = Hilfsloben und Hilfssättel, *LS*, *LS*$_2$ = 1. und 2. Lateralsattel, *L* = erster, = zweiter Lateralloba. In Fig. 308 ist der Abstand zwischen zwei Septen mit schwarzer Farbe eingetragen (vgl. Fig. 322).

Die Lobenlinien zerfallen nach dem Grade ihrer Komplikation bzw. Zerschlitzung ihrer Sättel und Loben in drei Gruppen.

1. **Goniatitenstufe:** Die Lobenlinie ist in einfachen Wellen gebogen oder zickzackartig geknickt, Sättel und Loben sind ganzrandig und weisen keine Zerschlitzungen auf (Beispiele: Clymenia, Gephyroceras, Fig. 305, Beloceras, Fig. 315).

2. Ceratitenstufe: Die Sättel sind ganzrandig, aber die Loben sind am Hinterende gezähnelt (Beispiel: Ceratites, Fig. 306, 317).

3. **Ammonitenstufe: Sättel und Loben sind in verschieden hohem Grade verästelt** (Beispiele: Phylloceras, Fig. 307, 327 und Pinacoceras, Fig. 308).

Die Wege, die schließlich zur Ausbildung einer reich verzweigten Lobenlinie führen, sind durchaus nicht immer dieselben gewesen; so

kann eine reichverzweigte Lobenlinie, wie z. B. bei Pachydiscus (Fig. 309) durch Zunahme der Verästelung der primären Lobenelemente entstehen, es kann aber auch ein analoger Effekt durch das Hinzutreten neuer Loben und Sättel (Auxiliarloben bzw. Auxiliarsättel an der inneren, Adventivloben bzw. Adventivsättel an der äußeren Hälfte der Umgänge) erreicht werden, wie bei Pinacoceras (Fig. 308), von dem beide Wege der Komplikation beschritten worden sind.

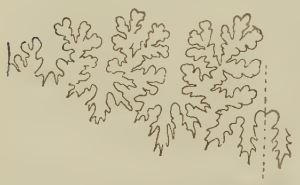


Fig. 309. Lobenlinie von Pachydiscus Wittekindi Schlüt., aus der Oberkreide von Haldem in Westfalen. ½ nat. Gr. (Nach *K. A. v. Zittel.*)

In einzelnen Fällen nimmt die Lobenlinie durch sekundäre Vereinfachung den Charakter von primäreinfachen Lobenlinien an. Solche Fälle sind z. B. bei der Gruppe des Phylloceras tortisulcatum, bei Psiloceras (Fig. 331) und, in besonders auffallender Weise an ceratitische Lobenlinien erinnernd, bei den Pulchelliiden (z. B. Tissotia, Fig. 347) und den Engenoceratiden (z. B. Indoceras, Fig. 346) der Kreideformation beobachtet worden, die von der Familie der Hoplitiden und weiter von den Cosmoceratiden abstammen. Bei Indoceras ist die Zahl der Lobenlinienelemente (37 Loben, 38 Sättel) so groß, wie bei keinem anderen Ammoniten, und dies beweist u. a. daß die „Kreideceratiden" nach Durchlaufen einer „ammonitischen" Zwischenstufe mit reicher Verästelung der Lobenlinie sekundär zum ceratitischen Lobenstadium zurückgekehrt sind.

F. Ontogenie. Die Embryonalblase (Nucleus) eines Ammoniten besitzt i. A. eine quereiförmige Gestalt; der Sipho endet hinter der ersten Gaskammerwand mit einer in das Innere der Blase gerichteten Ausstülpung und ist mit der Hinterwand der Blase durch eine quer durch ihr Inneres ziehenden Membran, dem „Prosipho", verbunden (Fig. 310). Je nach der Form der

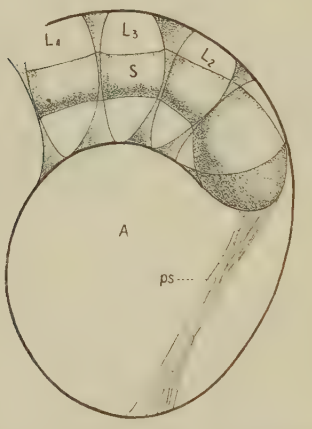


Fig. 310. Schnitt durch die Embryonalkammer *A* und die vier ersten Luftkammern (L_1), L_2–$_4$ eines Stephanoceras sp. Der Blindsack des in den Luftkammern zentral liegenden Siphos (*S*) füllt noch fast ganz die erste Gaskammer aus. — *ps* = „Prosipho". Die gewölbten Septen sind infolge der Dicke des Schnittes flächenhaft gezeichnet. Vergrößert 50:1. (Nach *J. F. Pompeckj.*)

Fig. 311. Verschiedene Typen von Embryonalkammern bei Ammonoideen: Ansicht des ersten Septums, vom Sipho durchbohrt. — 30mal vergr. (Nach *W. Branco.*) *A. Asellater Typus:* Goniatites (Devon). *B. Latisellater Typus:* Tropites (Trias.) *C. Angustisellater Typus:* Lytoceras (Lias).

ersten Scheidewand, d. i. der Hinterwand der ersten Gaskammer, werden verschiedene Typen der Embryonalkammer unterschieden, und zwar:

1. Asellater Embryonalkammertypus: Die Scheidewand stellt eine einheitlich gewölbte Fläche dar, deren Außenrand ohne Vorsprünge und Einbuchtungen von einem Nabel zum anderen verläuft (primitiver Typus, z. B. bei Clymenien und primitiveren Goniatiten, Fig. 311 A).

2. Latisellater Embryonalkammertypus: Die Außengrenze der ersten Scheidewand ist in der Mitte zu einem breiten, bogig vorgewölbten Externsattel vorgezogen (höherer Typus, z. B. bei höher entwickelten Goniatiten, Ceratites, Trachyceras, Arcestes, Tropites, Fig. 311 B).

3. Angustisellater Embryonalkammertypus: Die Außengrenze der Scheidewand erfährt eine weitere Komplikation dadurch, daß sie in der Medianlinie zu einem zungenförmigen Lappen (Externsattel) vorgezogen erscheint (Fig. 311 C), dem sich beiderseits ein tiefer zurückspringender Laterallobus, dann ein schwacher Lateralsattel und ein oft sehr schwach entwickelter Internlobus anschließen (höchster Typus, z. B. bei allen Jura- und Kreideammoniten, sowie bei Ptychites, Pinacoceras, Lytoceras und anderen).

Die ontogenetische Entwicklung der Schale läßt, von der Embryonalkammer angefangen, eine stets sich steigernde Komplikation der später gebildeten Septen erkennen, die sich durch zunehmende Ausbildung von Loben und Sätteln bemerkbar macht. Bei primitiveren Typen bleibt der Lobenlinien-charakter nach Erreichung einer gewissen Körpergröße derselbe, während bei höher spezialisierten Formen zuerst die goniatitischen Loben, später aber die ammonitischen Loben angelegt werden, so daß in diesem Falle die Ontogenie die Phylogenie wiederholt (z. B. bei Placenticeras, Neokom bis Senon, Fig. 312).

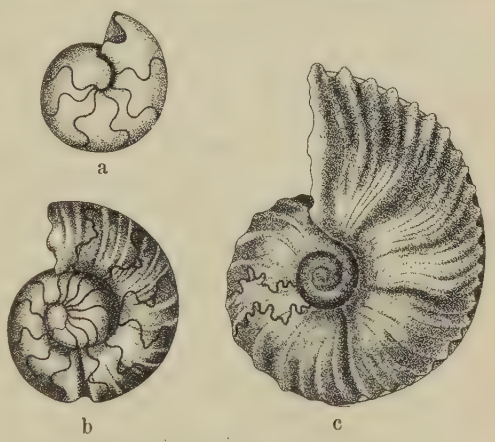


Fig. 312. Enwicklungsstadien von Placenticeras pacificum J. P. Sm. Die anfangs glatte Schale nimmt allmählich die Skulptur eines Hoplitiden an; die anfangs goniatitischen Lobenlinien werden später ammonitisch. Durchmesser von a 0,98 mm, b 1,00 mm, c 6,6 mm. (Nach *J. P. Smith.*)

Auch in der Verschiebung des Sipho, der während der ersten Jugendstadien der Innenseite der Windungen genähert ist, dann zentral liegt und erst später sich der Außenseite der Windungen immer mehr nähert, bis er zuletzt ganz an der Externseite verläuft, sehen wir eine Wiederholung der stammesgeschichtlichen Entwicklung in der ontogenetischen („Biogenetisches Grundgesetz").

Das gleiche Bild zeigt uns auch die verschiedene Ausbildung der Skulptur auf der Außenseite der älteren und der jüngeren Umgänge, indem sich stärkere Rippen, Knoten und Stacheln erst auf den späteren Umgängen einzustellen pflegen und neu auftretende Skulpturtypen immer erst bei vorgeschrittenem Wachstum und nicht schon in früher Jugend entstehen. Je weiter die phylogenetische Entwicklung fortschreitet, desto früher treten derartige Skulpturmerkmale im Laufe der Entwicklung des Individuums auf.

III. Lebensweise. Die Ermittlung der Lebensweise der Ammonoidea unterliegt großen Schwierigkeiten, da wir für die Mehrzahl der zahllosen Formen, welche namentlich die mesozoischen Meere bevölkerten, in der Gegenwart nur wenige Analogietypen kennen und nur auf die dürftigen Anhaltspunkte angewiesen sind, welche uns die Lebensweise

des rezenten Nautilus darbietet. Sicher ist jedenfalls, daß die Ammoniten niemals das Meer verlassen haben, da wir sie ausschließlich aus Gesteinen marinen Ursprungs kennen oder doch aus solchen Gesteinen, die in unmittelbarer Nähe des Meeresstrandes abgelagert worden sind.

Auffallend ist das Fehlen jeder stärkeren Schnabelbildung; auch aus den sonst für die Erhaltung von Abdrücken chitinöser Substanzen günstigen lithographischen Schiefern Bayerns, aus den liassischen Schiefern Schwabens usw. fehlt jede Spur davon, daß die Ammoniten harte Horn- oder sogar kalkig-hornige Schnäbel besessen hätten, wie z. B. Nautilus oder die Dibranchiaten. Die verschiedenen, stets isoliert gefundenen Cephalopodenschnäbel (Rhyncholiten) sind am ehesten mit fossilen Dibranchiaten (und vielleicht auch mit Nautiloideen), aber kaum mit Ammoniten in Beziehung zu bringen. Dies würde dafür sprechen, daß den Ammoniten harte Kiefer gefehlt haben und daß sie daher kaum ebensolche Räuber wie Nautilus oder wie die Mehrzahl der lebenden und fossilen Dibranchiaten gewesen sind.

Ihre Bewegungsart und Bewegungsfreiheit ist nur nach der Analogie des lebenden Nautilus sowie aus der allgemeinen Schalenform zu erschließen. Nautilus bringt sein Leben hauptsächlich auf dem Boden des Meeres zu, vermag aber auch in höhere Meeresschichten aufzusteigen; über sein Schwimmvermögen wissen wir nichts, doch liegen Beobachtungen über sein Kriechvermögen vor. Daß die Schalenform uns bis zu einem gewissen Grade einen Aufschluß über die Bewegungsart zu geben vermag, ist von verschiedenen Autoren hervorgehoben worden. So scheint es als sicher betrachtet werden zu dürfen, daß die sogenannten Nebenformen der Ammoniten, wie Turrilites, Heteroceras, Scaphites usw., Typen darstellen, die vorwiegend auf dem Meeresboden krochen, ja sogar festsaßen, wie Nipponites (Fig. 292), während die stark seitlich komprimierten, gekielten und glattschaligen oder nur feinberippten Schalen Tieren angehörten, die eine freischwimmende Lebensweise führten oder doch bevorzugten. So werden Formen wie Ancyloceras (Fig. 295) kaum dieselbe Bewegungsfähigkeit wie z. B. ein Amaltheus (Fig. 334), Oxynoticeras, Pinacoceras (Fig. 322) usw. besessen haben. Auch ein Typus wie Harpoceras (Fig. 336) ist eher als ein freischwimmender Hochseebewohner wie als ein schwerfälliges, langsam kriechendes Benthostier anzusprechen. Gekielte, schlanke, glattschalige Typen werden wir im allgemeinen als Schwimmer, ungekielte, plumpe, stark skulpturierte Schalen als Reste von Grundbewohnern ansehen dürfen. Das Lokomotionsorgan der benthonischen Typen sind hauptsächlich die Arme (Fig. 291), das der nektonischen Typen der Trichter gewesen, der wohl ebenso wie bei den lebenden Dibranchiaten funktioniert haben dürfte. Daß auch die vorwiegend benthonischen Formen imstande waren, ihren Standort durch Aufsteigen und Niedersinken nach Belieben zu verändern, ist aus dem Besitz von Gaskammern bei allen Ammoniten mit Sicherheit zu erschließen. Hierbei ist zwischen den Ammoniten mit nicht oder nur wenig zerschlitzten Kammerscheidewänden und solchen mit reich und vielfach verzweigten Lobenlinien ein Unterschied zu machen. Während der Dauer des Aufbaues einer Gaskammer wird das Tier seinen Standort wahrscheinlich nicht in weitem Ausmaß gewechselt haben; je rascher der Abschluß einer neuen Gaskammer durch den Aufbau eines neuen Septums erfolgte, desto schneller konnte das Tier seine normale Bewegungsfreiheit wieder erlangen. Zweifellos ist der Aufbau einer reich zerschlitzten Kammer-

scheidewand ebenso rasch erfolgt als der einer einfachen, da ja die Oberfläche des Hinterendes des Eingeweidesackes, welcher das Septum ausschied, durch Einfaltungen und Ausstülpungen im Vergleiche zu dem Verhalten bei Nautilus enorm vergrößert war; da aber auch die Gasabscheidung vom Hinterende des Eingeweidesackes erfolgte, so konnte viel rascher die zum Ausgleich des Körpergewichtes erforderliche Gasmenge erzeugt werden. Die Abstände der Septen voneinander sind infolgedessen bei Formen mit reichverzweigter Lobenlinie geringer als bei Formen mit einfacher (vgl. z. B. Pinacoceras, Fig. 322, mit Nautilus, Fig. 275). Die Zerschlitzung der Lobenlinie scheint sich daher als eine Anpassung darzustellen, durch welche es dem Tiere ermöglicht wurde, viel rascher seine durch die Bildung einer neuen Gaskammer unterbrochene Bewegungsfreiheit wieder zu erlangen, als dies bei Formen mit einfach gebauten Septen der Fall war, die zum Aufbau einer Gaskammer zweifellos viel länger brauchten als z. B. ein Pinacoceras. Formen mit „pseudoceratitischen" Loben (z. B. Indoceras, Fig. 346, oder Tissotia, Fig. 347) scheinen zur Lebensweise der Ceratiten zurückgekehrt zu sein und dürften keine großen Vertikalbewegungen ausgeführt haben.

IV. Erhaltungszustand. Die überwiegende Mehrzahl der Ammonoideen ist uns nur in Gestalt von Steinkernen erhalten, während die Schale im Laufe des Fossilisationsprozesses zerstört und aufgelöst worden ist. In vielen Fällen sind alle Gaskammern und die Wohnkammer von feinem Bodenschlamm, der durch die Siphonalröhre eindrang, gleichmäßig erfüllt worden, so daß ein solcher Steinkern einen vollständigen Innenausguß aller Schalenhohlräume darstellt; an Stelle der queren Scheidewände der Gaskammern sind die Lobenlinienfurchen zwischen je zwei Steinkernausfüllungen zweier aneinandergrenzender Gaskammern erhalten. Nicht immer ist jedoch die Ausfüllung in so vollkommener Weise erfolgt. Fand die Einbettung und Umhüllung durch den Bodenschlamm rasch statt, so daß die Ausfüllung der Schalenhohlräume noch nicht oder erst zum Teile erfolgt war, so konnte bestenfalls nur ein Abdruck der Schale erhalten bleiben. In manchen Schichten, wie in den Hallstätter Kalken der oberen Trias des Salzkammergutes, wurden die Hohlräume der Schale von Kalkspat ausgefüllt, der aus den im Gestein zirkulierenden wässerigen Lösungen ausgefällt wurde; dann treten uns auf den Quer- oder Längsschnitten derartiger Steinkerne (Fig. 325) die Kammern in weißer oder gelber Farbe in scharfem Gegensatz zu dem roten Kalk entgegen, in dem die Schale zur Zeit eingebettet wurde, als er noch schlammige Beschaffenheit hatte. Dauerte es längere Zeit, bis die Bedeckung der flach auf dem Boden liegenden Ammonitenschale durch Schlammschichten erfolgte, so blieb die mit einer Flanke dem Boden aufliegende Seite des Gehäuses als Abdruck und als Steinkern erhalten, während die andere, der Zerstörung ausgesetzte Flanke des Gehäuses aufgelöst wurde. (Erhaltungszustand in den Adnether Schichten des alpinen Lias.) In Schiefern, wie in den lithographischen Schiefern Bayerns (oberster Jura), in den Liasschiefern Schwabens usw., sind die Ammoniten flachgedrückt, hier aber meist noch mit der Schale selbst erhalten. Starke Quetschungen weisen die Ammoniten der Roßfelder Schichten der Alpen (Neokom) auf, die sich bei Ammoniten aus der japanischen Trias zu grotesken Verzerrungen infolge des Gebirgsdruckes steigern (Fig. 313).

Durch Infiltration entstanden die metallisch glänzenden „verkiesten" Ammoniten, z. B. im schwäbischen Jura, die Steinkerne aus

Schwefelkies darstellen. In seltenen Fällen, wie im berühmten „Muschelmarmor" von Bleiberg in Kärnten, den Virgatenschichten der Wolgastufe usw., sind die Schalen noch mit ihrer stark irisierenden, perlmutterglänzenden Innenschichte erhalten, sonst aber meist ebenso gefärbt wie das sie einhüllende Gestein, z. B. in den lithographischen Schiefern von Solnhofen in Bayern.

Da die hohlen Stacheln vieler Ammoniten, z. B. bei Ancyloceras (Fig. 295) gegen die Gaskammern zu von der Perlmutterschichte abgeschlossen werden, so gibt uns der Steinkern kein genaues Bild der Außenskulptur der Schale, was bei der Rekonstruktion vieler geknoteter und bestachelter Typen nicht außer acht gelassen werden darf.

V. Systematik und Stammesgeschichte. Die große Formenfülle der Ammonoidea (man hat bis jetzt weit über 6000 „Arten" unterschieden) ist noch immer nicht in ein System gebracht worden, das unseren bisherigen Vorstellungen von der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Gruppe entsprechen würde. Die von Zittel vorgeschlagene Einteilung in Intrasiphonata (mit innerem Sipho) und Extrasiphonata (mit nach außen verschobenem Sipho) ist ohne Bedeutung, da erstens die erste Gruppe nur die primitiven Clymenien und Goniatiten, die zweite aber das große Heer aller übrigen Ammoniten umfaßt; zweitens ist diese auf der Lage des Sipho beruhende Einteilung deswegen nicht brauchbar, weil die Verschiebung des Sipho von der Innenseite gegen die Außenseite der Windungen ein Prozeß ist, der dem normalen Entwicklungsgang entspricht, und die Trennung beider Gruppen durch eine ganz willkürliche Scheidelinie nicht dem Umstand Rechnung trägt, daß auch die extrasiphonaten Ammonoideen in der Jugend intrasiphonat sind. Ebenso sind auch die Siphonaltüten bei allen älteren Ammonoideen wie bei den Nautiloideen nach hinten, bei allen jüngeren aber nach vorn gerichtet, und die Unterscheidung in Retrosiphonata und Prosiphonata gehört daher in dieselbe Kategorie unglücklicher Gruppierungsversuche wie die Unterscheidung der Intrasiphonata und Extrasiphonata. Die systematische Gruppierung der Ammoniten auf Grundlage der Formverschiedenheiten der ersten Scheidewand (asellate, latisellate, angustisellate Typen, vgl. S. 216), wie sie von W. Branco befürwortet wurde, nimmt gleichfalls aufeinanderfolgende Entwicklungsstufen als Grundlage zur Trennung, wodurch die vertikalen Entwicklungsreihen durch horizontale Querschnitte getrennt erscheinen; auch dieser Gruppierungsversuch ist zu verwerfen. Ferner sind auch die Versuche, in der relativen Länge der Wohnkammer, die von einem Zwanzigstel der Schlußwindung bis zu einer Länge von anderthalb Windungen schwankt, einen Schlüssel für den Aufbau eines Ammonitensystems zu finden, als gänzlich fehlgeschlagen zu betrachten, wie C. Diener (1916) dargelegt hat. Die Wohnkammerlänge schwankt bei Individuen derselben Art sowie bei verschiedenen Arten einer Gattung (z. B. bei Hoplites, Perisphinctes, Coeloceras u. v. a.), so daß auch dieser Versuch uns nicht auf den Weg zur Entwirrung der Formenfülle der Ammonoidea gebracht hat.

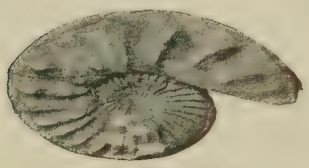


Fig. 313. Durch Gebirgsdruck verzerrter Ammonit (Ceratites japonicus Mojs.) aus der Trias von Inai, Japan. 1/3 nat. Gr. (Nach *C. Diener.*)

Ein gleichfalls sehr unglücklicher Gruppierungsversuch war die von Mojsisovics vorgeschlagene Trennung der Triasammoniten in die glattschaligen Leiostraca und die skulpturierten Trachyostraca,

obgleich diese Einteilung dadurch als „natürliche" erschien, weil die Leiostraca durch zahlreiche Lateralloben, die Trachyostraca dagegen durch normalzählige Lateralloben gekennzeichnet sind. Diese Unterscheidung hat jedoch wenig Anklang gefunden; sie würde, wie J. F. Pompeckj hervorhebt, in ihrer Anwendung auf die Ammoniten der Jura- und Kreideformation zu Undingen führen.

Die Gestalt der Lobenlinie und ihre schrittweise Komplikation gibt uns ein gutes Mittel in die Hand, um die Spezialisationssteigerungen innerhalb der einzelnen Familien zu verfolgen und das gleiche gilt, wie wir z. B. bei den Aspidoceratiden (S. 229) und Stephanoceratiden (S. 228) sehen, auch für die Skulptur der Schale. Skulptur, Schalenform und Lobenlinienverlauf stehen jedoch, wie neuere Untersuchungen wahrscheinlich gemacht haben, in engster Beziehung zur Lebensweise, und gewisse Übereinstimmungen oder große Ähnlichkeiten in diesen drei Merkmalen dürfen nicht anders wie als bloße Konvergenzerscheinungen bewertet werden.

Das Fehlen einer brauchbaren Systematik der Ammonoideen hängt größtenteils mit den noch sehr schwankenden Vorstellungen von den stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen zusammen. Sie wird wohl erst dann geschaffen werden können, wenn wir über die Wechselbeziehungen zwischen Schalenform, Septenbau und Schalenskulptur einerseits und der Lebensweise andererseits genauere Vorstellungen besitzen, als dies heute der Fall ist; der Ausbau der paläobiologischen Erforschung der Ammoniten wird uns vielleicht bei weiterer Vertiefung dieser Untersuchungen in den Stand setzen, auf dieser Grundlage Zusammengehörendes und Fremdes voneinander scheiden zu können.

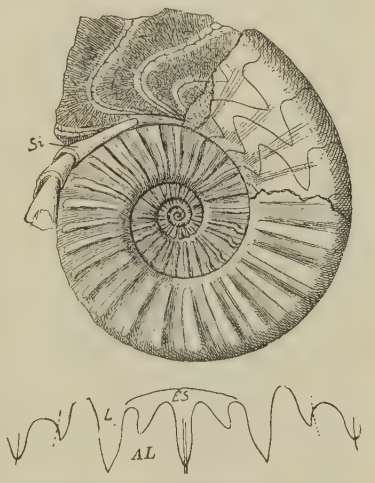


Fig. 311. Clymenia speciosa Mstr., aus dem Devon des Fichtelgebirges. Die obere Figur zeigt die interne Lage des Sipho und die ineinander steckenden trichterförmigen Siphonaltüten. Unten: die in eine Ebene aufgerollte Lobenlinie, *ES* = Externsattel. (Nach *K. A. v. Zittel.*)

Wir können heute nur folgende Hauptereignisse in der Geschichte der Ammonoideen als sehr wahrscheinlich betrachten:

Die vielfachen Übereinstimmungen der ältesten, devonischen Ammonoideen (Goniatiten und Clymenien) mit den Nautiloideen beruhen wohl zweifellos auf engerer Verwandtschaft. Ob die geradegestreckte Gehäuseform von Bactrites (Fig. 316) als ein Beweis für die Herkunft von Orthoceren anzusehen ist oder ob, was wahrscheinlicher ist, eine Konvergenzerscheinung vorliegt, wie bei Rhabdoceras (Fig. 320, S. 224) und Baculites (Fig. 302, S. 213), ist noch zweifelhaft.

Die Goniatiten sind allem Anscheine nach die Stammformen aller jüngeren Ammoniten. Unabhängig voneinander entwickelten sich aus verschiedenen Typen mit goniatitischen Loben solche mit „ammonitischen" Loben, die in der Triasformation einen außerordentlichen Formenreichtum aufweisen. In der obersten Trias erfolgt ein plötzliches Erlöschen dieser reich blühenden Stämme bis auf die Gattung Phylloceras (S. 225), die allein von allen Triasammoniten übrigbleibt

und zur Stammgruppe sämtlicher jüngerer Ammoniten, also aller Gattungen und Familien des Jura und der Kreide wird. Noch einmal wiederholt sich, im Jura und in der Unterkreide, das Schauspiel einer außerordentlichen Blüte des Ammonoideenstammes. In der Unterkreide scheinen jedoch die Lebensbedingungen für die Ammoniten eine für ihr Fortbestehen ungünstige Wendung genommen zu haben. Verschiedene Gruppen sterben aus, andere versuchen es, zu einer anderen Lebensweise überzugehen und erfahren dabei die als „Nebenformen" bekannten (S. 208) Umformungen der Schale, hauptsächlich wohl durch Annahme einer vorwiegend kriechenden Lebensweise wie die Mehrzahl der marinen Gastropoden. Dieser Versuch der Eroberung eines neuen Lebensgebietes scheint jedoch nach verschiedenen Anläufen unglücklich geendet zu haben, und mit dem Ende der Kreideformation verschwindet der zu dieser Zeit schon artenarm gewordene Stamm für immer aus allen Meeren.

VI. Die wichtigsten Ammonoideengattungen. 1. Clymenia (Fam. Clymeniidae). Die Clymenien sind nur aus dem Oberdevon bekannt. Abgesehen von einigen wenigen Formen, bei denen in den innersten Windungen eine externe Lage des Sipho festgestellt wurde, bleibt der Sipho regelmäßig auf der Innenseite auch der jüngeren Gaskammern und schiebt sich nicht wie bei den jüngeren und höher spezialisierten Ammoniten beim Wachstum der Schale allmählich gegen den Außenrand. Ebenso sind die Siphonaltüten stets nach hinten gerichtet, während dies bei den höher spezialisierten Gattungen nur im Jugendstadium der Fall ist. Die Lobenlinie (Fig. 314) ist in einfache Sättel und Loben ohne Einschlitzungen zerteilt. Das Gehäuse (Fig. 303) ist flach scheibenförmig, ähnlich wie bei der lebenden Gastropodengattung Planorbis gestaltet, weitgenabelt und trägt nur feine Zuwachsstreifen, aber keine sonstige Skulptur.

Fig. 315. Beloceras multilobatum Beyr., ein bezeichnendes Leitfossil des Oberdevons (Stufe des Goniatites intumescens) im rheinischen Schiefergebirge. Nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

Fig. 316. Bactrites gracilis Sandb., aus den devonischen Schiefern Deutschlands, von der Externseite gesehen. Nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

2. Beloceras (Fam. Goniatitidae). Die Goniatiten sind aus dem Oberdevon und Unterkarbon bekannt; die primitiveren Gattungen schließen sich enge an die Clymenien an, mit denen sie wahrscheinlich seitenverwandt sind und von denen sie sich hauptsächlich durch die Lage des Siphos unterscheiden, der in den älteren Windungen noch auf der Innenseite, später auf der Externseite der Schalenwindungen liegt. Ursprünglich flach scheibenförmig wie die Clymenien, werden die Gehäuse bei höher spezialisierten Formen aufgebläht, der Nabel kann stark eingeengt werden (z. B. Beloceras multilobatum, Fig. 315), und die Suturlinie wird durch das Hinzutreten von zahlreichen Auxiliar- und Adventivloben kompliziert.

Zu der Gruppe der Goniatiten gehört auch die vom Devon bis zum Unterkarbon verbreitete, stabförmig gestreckte und daher an Orthoceras erinnernde Gattung Bactrites (Fig. 316), deren Sipho der Externseite dicht anliegt. Da auch ein zweiter devonischer Goniatitentypus, Mimoceras, in der Form der in lockerer, offener Spirale eingerollten Anfangskammern eine Ähnlichkeit mit gewissen, ebenso geformten Nautiloideen aufweist, ist es möglich, daß entweder aus verschiedenen Wurzeln des Nautiloideenstammes der Goniatitentypus unabhängig entstanden ist, oder es liegen Umkehrungen zu einer Lebensweise wie bei Orthoceras und Gyroceras vor, oder es bildet Bactrites das Bindeglied zwischen den Orthoceren und Ammonoideen, was jedoch am wenigsten wahrscheinlich ist.

3. Ceratites (Fam. Ceratitidae). Die Ceratitiden erscheinen zuerst im oberen Perm und erreichen ihre Blüte in der Triasformation. Die Ceratitiden sind die Hauptleitfossilien des deutschen Muschelkalkes (mittlere Trias), dem sie den Namen „Ceratitenschichten" gegeben haben. Die bekannteste Art ist Ceratites nodosus de Haan

Fig. 317.
Ceratites nodosus de Haan, aus den oberen Nodosusschichten Thüringens. (Nach *Philippi*.) Ungefähr ½ nat. Gr.

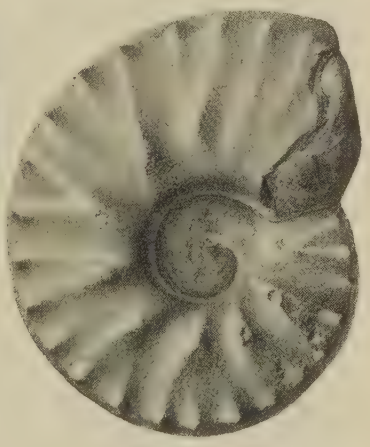


Fig. 318.
Ceratites pulcher Riedel (Jugendform), aus den mittleren Ceratitenschichten von Ührde a. d. Asse in Deutschland. Nat. Gr. (Nach *E. Stolley*.)

(Fig. 317), neben der aber noch, namentlich in letzter Zeit, eine größere Zahl weiterer „Arten" unterschieden worden ist, bei deren Unterscheidung die wechselnde Höhe und Breite der Gehäusewindung, die Breite des Schalenrückens (Externseite bzw. morphologische Ventralseite des Gehäuses) sowie die Schalenskulptur die wichtigsten Grundlagen bilden. Je nach der Stärke der Rippen, deren äußere Enden knotig verdickt zu sein pflegen, und nach dem Auftreten weiterer Rippenknoten werden „nodose" (Fig. 317), „binodose" (Fig. 318) und „trinodose" Arten unterschieden; in den unteren Ceratitenschichten kommen ausschließlich Ceratitiden ohne „Altersskulptur" vor, die in den mittleren häufiger wird und in den oberen weitaus überwiegt. Die Externseite des typischen C. nodosus ist flach, bei anderen abgerundet und bei einigen späten Formen (z. B.

C. semipartitus) scharf gekielt, so daß das Gehäuse scheibenförmig wird und an das einer Oppelia oder eines Oxynoticeras oder Pinacoceras erinnert; dies spricht für eine abweichende Lebensweise dieser Formen. Die für zwei verschiedene „Arten" als bezeichnend angesehenen Skulpturformen finden sich mitunter auf den beiden verschiedenen Seiten eines und desselben Gehäuses ausgebildet. Das wichtigste Kennzeichen der Angehörigen der Ceratitiden sind die ungeschlitzten Sättel und die zerschlitzten Loben (Fig. 306). Zu den Ceratitiden gehören auch das schneckenförmig gewundene Cochloceras (Fig. 319) und

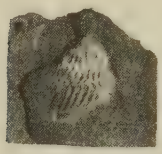


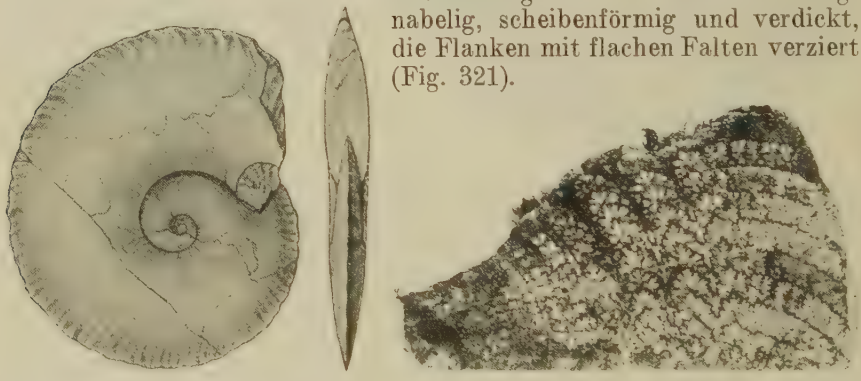
Fig. 319. Cochloceras Suessi Mojs., aus der obersten Trias (Zlambachschichten) bei Hallstatt in Oberösterreich. Nat. Gr. (Orig.)

Fig. 320. Rhabdoceras Suessi Hau., aus der oberen Trias des Salzkammergutes. Anfangswindungen in $^{10}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *W. Janensch.*)

Fig. 321. Ptychites flexuosus Mojs., aus der mittleren Trias des Salzkammergutes, Oberösterreich. $^{2}/_{3}$ nat. Gr. (Nach *G. A. v. Arthaber.*)

das in der Jugend spiral eingerollte, später stabförmig geradegegestreckte, sekundär zum Orthocerastypus zurückgekehrte Rhabdoceras (Fig. 320) sowie Choristoceras (Fig. 294A) aus der oberen Trias der Alpen.

4. Ptychites (Fam. Ptychitidae). Die Lobenlinie dieser der Triasformation angehörenden Gattung ist nur wenig zerschlitzt, aber auch die Sättel sind bereits in den Komplikationsprozeß der Suturlinie miteinbezogen. Die Schale ist engnabelig, scheibenförmig und verdickt, die Flanken mit flachen Falten verziert (Fig. 321).



a b c

Fig. 322. a, b: Pinacoceras Layeri Hauer, aus der oberen Trias des Salzkammergutes. $^{3}/_{8}$ nat. Gr. (Nach *G. A. v. Arthaber.*) c: Bruchstück eines Steinkernes von Pinacoceras Metternichi Hauer, mit deutlich sichtbaren Lobenlinien; aus der oberen Trias Ostindiens, in $^{3}/_{4}$ nat. Gr. (Nach *C. Diener.*)

5. Pinacoceras (Fam. Pinacoceratidae). Die Lobenlinie (Fig. 308) dieser Gattung ist hochgradig kompliziert; die sehr flache, scheibenförmige, mit wellenförmigem Kiel versehene Schale (Fig. 322) erreicht einen Durchmesser von anderthalb Metern. Die Gattung erscheint zuerst

in der mittleren Trias und erreicht in der Obertrias den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Sie ist auf die „Tethys" (d. i. das große westöstlich verlaufende Mittelmeer, das sich im Mesozoikum von Mexiko über den Atlantik, die Alpen und die Mittelmeerländer nach Kleinasien, über den Himalaja bis in den Stillen Ozean ausdehnte) beschränkt geblieben und fehlt z. B. in der Trias Deutschlands.

Fig. 323. Trachyceras Aon Münster, aus der Mitteltrias von St. Cassian, Südtirol. Nat. Gr. (Nach *G. A. v. Arthaber.*)

6. Trachyceras (Fam. Tropitidae). Die Angehörigen dieser auf die Triasformation beschränkten, vielleicht aus den Ceratitiden unmittelbar hervorgegangenen Gruppe sind hauptsächlich durch eine wenig zerschlitzte Lobenlinie sowie durch die starke Schalenskulptur gekennzeichnet. Bei dem kleinen Trachyceras Aon (Fig. 323), einem Leitfossil der obersten Mitteltrias der Südalpen (Cassianer Schichten), sind die Flanken mit Querrippen und zahlreichen sie kreuzenden Spiralrippen verziert; an den Kreuzungsstellen stehen Knoten. Die Externseite wird bei erwachsenen Exemplaren von einer glatten Furche begleitet.

7. Arcestes (Fam. Arcestidae). Diese Gattung ist in der mittleren und oberen Trias weit verbreitet gewesen und ist als eine kosmo-

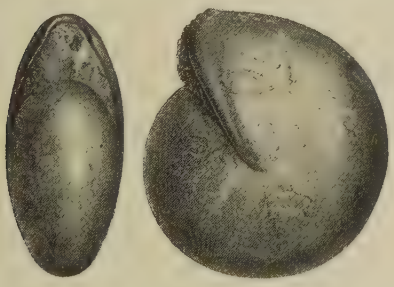


Fig. 324.

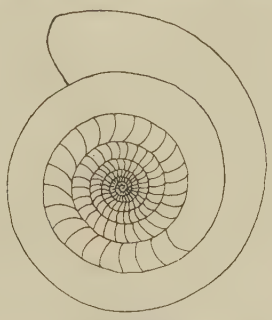


Fig. 325.

Arcestes intuslabiatus Mojs., aus der oberen Trias (Hallstätterkalk) des Salzkammergutes, in ½ nat. Gr.; Fig. 324 von der Mündung, von außen; Fig. 325 im Längsschnitt, um die Länge der Wohnkammer zu zeigen. (Nach *E. von Mojsisovics.*)

politische Type anzusprechen. Die glatte Schale ist stark aufgeblasen und die jüngsten Windungen legen sich so weit über die vorhergehenden, daß der Nabel entweder ganz verdeckt wird oder nur zu einem kleinen Teile freibleibt. Die Wohnkammer erreicht eine ungewöhnliche Länge — bis zu anderthalb Umgängen —, so daß der Körper wurmartig gestreckt gewesen sein muß. Die Lobenlinie zeigt viele feine Verästelungen (Fig. 324—326).

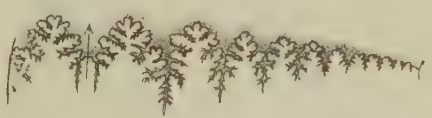


Fig. 326. Lobenlinie von Arcestes subumbilicatus aus dem Hallstätterkalk des Salzkammergutes. (Nach *G. A. v. Arthaber.*)

8. Phylloceras (Fam. Phylloceratidae). Die Phylloceratiden erscheinen zuerst (mit der Gattung Monophyllites) in der oberen Trias, erreichen aber ihre Blüte in der Juraformation. Besonders aus dem mediterranen Jura (Alpen usw.) sind zahlreiche Phyllocerasarten bekannt.

Die Schale ist sehr enge genabelt, nie mit Knoten, Stacheln oder Rippen, sondern nur mit feinen Zuwachsstreifen verziert; einige Arten weisen einzelne Wülste oder tiefe Querfurchen auf, die quer über Flanken und Externseite verlaufen und Unterbrechungen des Wachstums bezeichnen. Sehr charakteristisch ist die Form der Sattelzacken, die in großen, eiförmigen, unzerschlitzten, blattförmigen Lappen enden (Fig. 327). Die Phylloceratiden sind als die Stammgruppe der jüngeren Ammonitenfamilien anzusehen und sind daher für die Phylogenie von großer Bedeutung.

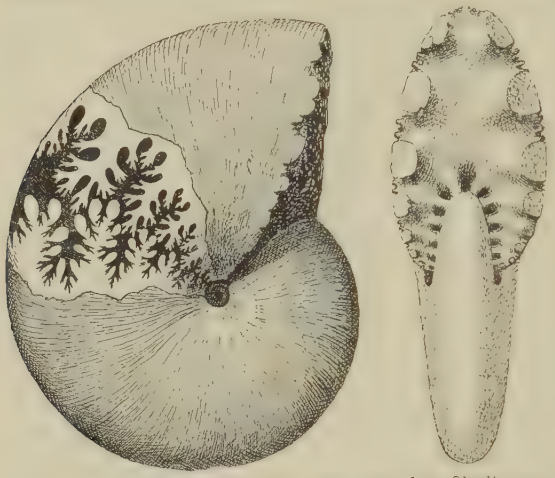


Fig. 327. Phylloceras heterophyllum, Sow., aus dem Oberlias von Whitby in Yorkshire. Die Schale ist zum Teil abpräpariert, um die auf dem Steinkern sichtbare Lobenlinie zu zeigen. Der Zwischenraum zwischen zwei Septen ist schwarz gefärbt. (Nach *K. A. v. Zittel.*)

9. Lytoceras (Fam. Lytoceratidae). Im untersten Lias erscheinen die ersten Lytoceratiden, die ebenso wie Phylloceras im mediterranen Jura durch zahlreiche Arten vertreten sind; sie verschwinden in der oberen Kreide. Bezeichnend ist die Rückkehr zum weitnabeligen Planorbistypus des Gehäuses (Fig. 329), das zuweilen mit einfachen oder geknoteten Rippen verziert ist. Die Suturlinie von Lytoceras ist durch die moosförmige Zerschlitzung der Sättel gegenüber Phylloceras gekennzeichnet (Fig. 328), die sich in gleicher Weise auch bei verschiedenen abnorm gestalteten Typen vorfindet, zu denen z. B. das schnekkenförmig aufgerollte Heteroceras (Fig. 330), Turrilites (Fig. 301), Nipponites (Fig. 292) sowie der stabförmig gestreckte Baculites (Fig. 302) gehören; es wiederholt sich also innerhalb der Lytoceratiden in der Kreide derselbe Vorgang wie bei den Cera-

Fig. 328.

Fig. 329.

Lytoceras Liebigi, Opp.; Tithon Mährens. Unten: die Schale, oben: die Lobenlinie. *El* = Externlobus, *Il* = Internlobus. (Nach *Zittel.*)

Fig. 330. Heteroceras Reussianum d'Orb., aus dem Untersenon. ¾ nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

Fig. 331. Psiloceras planorbis Sow. Zum Teil beschalter Steinkern mit Anaptychus in der Wohnkammer; oben Lobenlinie. Unterster Lias, Bebenhausen, Württemberg. (Nach *Zittel.*)

titiden der Trias (Cochloceras, Rhabdoceras). Ebenso stellt die Lytoceratidengattung Macroscaphites (Fig. 296) genau denselben Typus wie die einer ganz anderen Familie angehörende Gattung Ancyloceras (Fig. 295) dar, gleichfalls eine Folge konvergenter Entwicklung und nicht eine Folge näherer Stammesverwandtschaft.

10. Psiloceras (Fam. Aegoceratidae). Auf Phylloceras geht ferner die Familie der für den Lias bezeichnenden Aegoceratiden zurück, deren Lobenlinie zuerst noch durchaus phylloceren artig ist. Psiloceras planorbis (Fig. 331), eine Leitform für den untersten Lias (α), besitzt eine weitgenabelte, flache, glatte Schale von Planorbis-Typus. An diese Gattung schließen sich die „Angulaten" Quenstedts mit der Gattung Schlotheimia (Lias α) an, ferner die durch den breiten runden Rücken und zahlreiche kräftige Rippen gekennzeichnete ungekielte Gattung Aegoceras (Fig. 332); eine andere Formenreihe, wie Arietites (Fig. 333), mit vielen Windungen, Kiel und weit offenem Nabel, eine für den Unterlias sehr bezeichnende Gattung, bei der einzelne Arten bis 1 m Größe erreichten, war wohl der Ausgangspunkt für die Gattung Amaltheus mit der im Lias δ häufigen Art A. margaritatus (Fig. 334), äußerlich durch einfache,

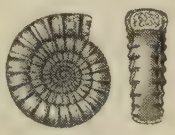
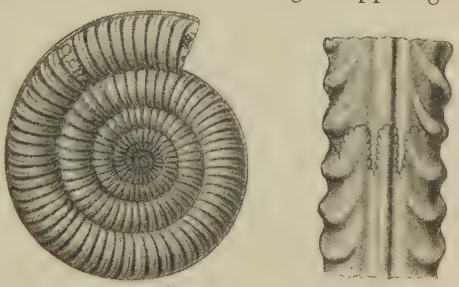


Fig. 332. Aegoceras raricostatum Ziet., ein Leitfossil des Lias β Süddeutschlands, in nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)



A B

Fig. 333. A: Arietites spiratissimus Quenst., ein Leitfossil des Lias α Deutschlands, in nat. Gr. B: Ausschnitt der Externseite von Arietites Bucklandi Sow., ebendaher, in nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

Fig. 334. Amaltheus margaritatus Montf., ein Leitfossil für den Lias (δ). ½ nat. Gr. (Nach *Quenstedt.*)

Fig. 335. Oppelia steraspis Opp.: Tithon Bayerns. — ½ nat. Gr. — *si* = Sipho, *a* = Aptychen, in zurückgezogener Stellung, *hb* = Haftbandlinie. (Nach *E. Stromer.*)

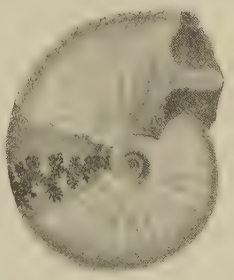


Fig. 336. Harpoceras opalinum, Qu., ein Leitfossil des braunen Jura α (unterer Dogger). — Boll in Württemberg. $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *F. A. Quenstedt.*)

scharfe Sichelrippen und einen perlschnurartigen Kiel kenntlich. An diese Gattung schließt sich die Gattung Oxynoticeras (Lias β und γ) an, die auf Arietites als Vorstufe zurückgeht.

11. Harpoceras (Fam. Harpoceratidae). Die Gruppe der „echten" Harpoceren, an die sich die um die Gattung Oppelia (Fig. 335) gruppierenden Formen enge anschließen, ist wahrscheinlich aus Arietiten des Lias hervorgegangen. Harpoceras (Fig. 336) besitzt einen glatten Kiel, der sich über die Mündung hinaus verlängert,

Fig. 337. Stephanoceras coronatum Schloth., ein Leitfossil des mittleren Dogger (Coronatenschichten) Deutschlands. (Nach *E. Fraas.*)

Fig. 338. Macrocephalites compressus Quenst. Oberdogger; Ehningen, Württemberg. (Nach *Zittel.*)

eine wenig komplizierte Lobenlinie und (meist) einfache, ungeteilte, sichelförmige Flankenrippen; es ist im Lias sehr häufig. Die Oppelien haben meist einen gekörnelten bis perlschnurartigen, nicht über die Wohnkammer hinaus verlängerten Kiel, eine fein zerschlitzte Lobenlinie und meist nach außen hin verzweigte Rippen: sie treten zuerst im Dogger auf und verschwinden wieder, nach kurzer Blütezeit im weißen Jura, in der unteren Kreide.

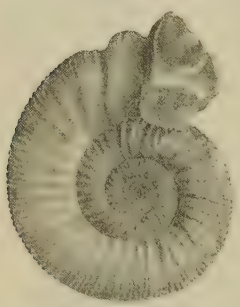


Fig. 339. Perisphinctes Lothari Opp., aus dem mittleren Malm Süddeutschlands. ½ nat. Gr. (Nach *F. A. Quenstedt.*)

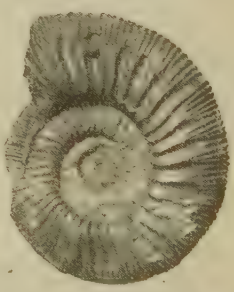


Fig. 340. Perisphinctes scruposus Zitt., aus dem Tithon von Niederfellabrunn in Niederösterreich, etwa $^1/_{10}$ nat. Gr. (Orig.)

12. Perisphinctes (Fam. Stephanoceratidae). Diese im oberen Jura in außerordentlicher Artenfülle auftretende Gattung ist durch die Gattung Coeloceras (Mittel- und Oberlias) mit der Vorfahrengruppe der Aegoceratiden verknüpft. Schon bei dieser Gattung bemerkt man, wie die ursprünglich einfachen Rippen sich gegen die Externseite zu gabeln und verzweigen; zuerst teilen sich die Rippen nur einmal und tragen an der Gabelstelle einen Knoten, aber schon bei Coeloceras tritt noch eine zweite Abspaltung ein, so daß statt der einen Rippe deren drei die Externseite erreichen. Die ersten Umgänge erinnern in der Skulptur durchaus an die Aegoceratiden. Bei Stephanoceras (Fig. 337) wird das Gehäuse sehr dick, so daß die letzten Umgänge viel breiter als hoch sind; einzelne Arten dieser vom Dogger bis zum weißen Jura reichenden Gattung be-

sitzen stark entwickelte „Ohren“ an der Mündung des letzten Umganges. An diese Gattung schließt sich einerseits die dick aufgeblähte Schalentype von Macrocephalites (Fig. 338) aus dem oberen Dogger und dem weißen Jura an, andererseits die durch die abnorme Gestalt der letzten Wohnkammer des erwachsenen Tieres auffallende Gattung Oecoptychius, die an Oppelia macrotela (Fig. 299) erinnert; endlich gehört in diese Familie die artenreiche Gattung Perisphinctes (Fig. 339, 340), deren meist weit genabelte Schalen mit dichtstehenden, nach außen oft reich verzweigten knotenlosen Rippen bedeckt sind. Die Mündung ist häufig mit „Ohren“ besetzt. Die zahlreichen (über 300) Arten sind für die Altersbestimmung als „Leitfossilien“ des Malm sehr wichtig. Durch Einschaltung von Zwischenrippen auf der Externseite sowie durch die Zerteilung der primären Rippen in drei, vier, ja auch fünf Äste entsteht der für die Virgatites-Arten der Wolgastufe Rußlands bezeichnende „virgatoide“ Typus, der auch bei Perisphincten des obersten Jura

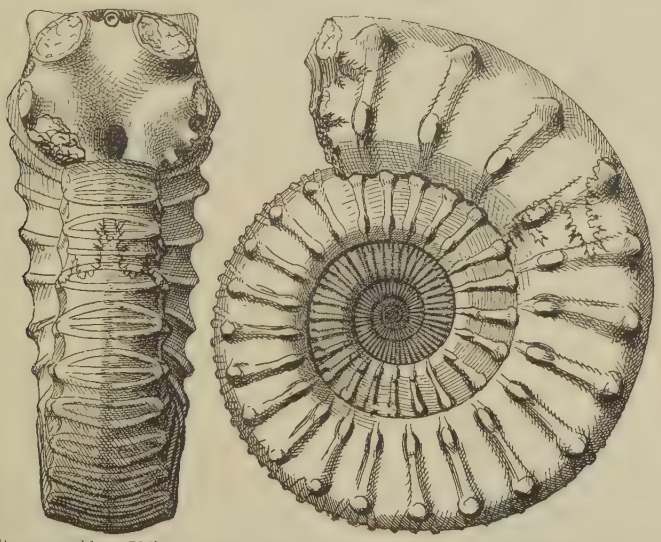


Fig. 341. Peltoceras athleta Phil., aus dem Dogger (oberes Callovien) von Vaches noires in der Normandie, nat. Gr. (Nach *K. A. v. Zittel.*)

(Tithon) Mährens und Niederösterreichs (Fig. 340) zu beobachten ist. Manche Perisphincten erreichten einen Schalendurchmesser von fast 1 m. Die jüngsten Perisphincten sind aus der Unterkreide (Neokom) bekannt.

13. Peltoceras (Fam. Aspidoceratidae). Daß die Skulptur der inneren Umgänge einen Rückschluß auf die Skulptur der Vorfahren zuläßt, während die Oberfläche der äußeren Windungen die phylogenetisch jüngeren Skulpturen aufweist, geht besonders deutlich aus der Verschiedenheit der Skulptur auf den inneren und äußeren Umgängen hervor, die wir bei Simoceras, Peltoceras (Fig. 341) und Aspidoceras antreffen. Auf den inneren Windungen finden sich engstehende, ungeknotete, nach außen zu gegabelte Rippen, die auf den späteren Umgängen weiter auseinanderrücken und in Knoten auslaufen, von denen der eine am Nabelrand, der andere am Externrand steht. Die Aspidoceratiden treten zuerst im oberen braunen Jura (Dogger) auf, erreichen ihre Hauptentfaltung im weißen Jura (Aspidoceras acanthicum ist

„leitend“ für die „Acanthicus-Schichten“) und verschwinden wieder in der untersten Kreide.

14. Cosmoceras (Fam. Cosmoceratidae). Während die Aspidoceratiden auf Perisphinctes zurückzuverfolgen sind, konnten die Cosmoceratiden als die Nachkommen von Stephanoceras ermittelt werden. Die meist sehr schön erhaltenen, kleinen Formen erscheinen zuerst im braunen Jura, wie Cosmoceras bifurcatum, eine Form mit langen Mündungsohren (Fig. 342). Aus den in regelmäßiger Spirale eingerollten Formen ging im braunen Jura das in weit offener Spirale eingerollte Spiroceras hervor, das sich auf das engste an Cosmoceras bifurcatum anschließt.

Fig. 342. Cosmoceras bifurcatum; Quenst., ein häufiges Leitfossil des unteren Dogger Süddeutschlands (Brauner Jura ε, Bifurkaten-Oolith). Nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

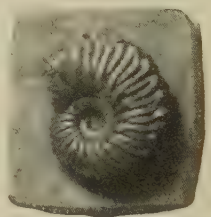


Fig. 343. Hoplites lautus Park., aus dem Gault von Folkstone. $^7/_{10}$ nat. Gr. (Orig.)

15. Hoplites (Fam. Hoplitidae). Die Hopliten sind aus den Cosmoceratiden entstanden, treten zuerst im obersten Jura auf und erreichen in der Unterkreide eine hohe Blüte. Die meist stark skulpturierten Schalen tragen in der Regel eine Externfurche und besitzen kräftige, geknotete Rippen (Fig. 343, 344).

16. Acanthoceras (Fam. Acanthoceratidae). Die Acanthoceratiden, deren Hauptentwicklung in die untere Kreide fällt, schließen sich an die Hoplitiden eng an. Die Umgänge von Acanthoceras sind dick und plump und tragen kräftige, meist ungespaltene Rippen. A. rhotomagense (Fig. 345) ist für das Cenoman (Oberkreide) leitend. Aus den A. entstanden, wohl zweifellos infolge Änderung der Lebensweise, die abnorm eingerollten Typen wie Crioceras (Fig. 293), der stache-

Fig. 344. Hoplites dentatus Sow., aus dem Albien von Dienville, Frankreich, etwa $^1/_2$ nat. Gr. (Orig.)

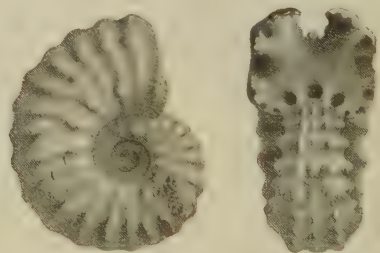


Fig. 345. Acanthoceras rhotomagense Brongn., aus der oberen Kreide Frankreichs. $^1/_2$ nat. Gr. (Nach *F. A. Quenstedt.*)

lige Ancyloceras (Fig. 295) sowie der plumpschalige Scaphites (Fig. 297), und zwar erfolgte die Entstehung dieser „Nebenformen“, denen wir schon unter den Ceratitiden und Lytoceratiden begegnet sind, durchaus unabhängig voneinander.

17. Indoceras (Fam. Engenoceratidae). Von den Hoplitiden zweigen verschiedene Formenreihen ab, deren Schalenform und Skulptur vielfach an ältere Ammonitentypen des Lias erinnern. Die Umformung der Lobenlinie geht mitunter wie bei Indoceras (Fig. 346) aus dem Senon (Oberkreide der Libyschen Wüste und Ostindiens) oder bei Tissotia

aus der Familie der Pulchelliiden, einer gleichfalls oberkretazischen Gattung, so weit, daß die Sättel ihre Zerschlitzungen ganz oder beinahe (bei Tissotia, Fig. 347) verlieren und die Loben nur mehr einfache, an ceratitische Loben erinnernde Zacken aufweisen.

Zweite Unterklasse: Endocochlia.

Im Gegensatze zu den nur durch einige lebende Arten vertretenen Ectocochlia nehmen die Endocochlia in den jetzigen Meeren mit etwa 500 Arten, die sich auf ungefähr 150 Gattungen verteilen, unter den Mollusken eine hervorragende Stelle ein. Zum Unterschiede von den Nautiloidea und den Ammonoidea sind die Weichteile des Tieres nicht in einer äußeren Schale eingeschlossen, sondern die von den Ectocochlia ererbten Skeletteile sind durchweg in den Weichteilen des Tieres verborgen. Man hat zuweilen die Ansicht vertreten, daß die äußere Schale von Argonauta, des „Papierbootes" des Mittelmeeres, mit der Schale eines Nautilus oder der Ammoniten zu vergleichen sei, ja es ist sogar die Meinung geäußert worden, daß Argonauta als der letzte noch lebende Ammonit zu betrachten sei. Dies ist vollständig unrichtig. Die Schale der Argonauta argo ist nicht eine Abscheidung des Mantels und ist nicht gekammert, sondern ist ein ausschließlich auf die Weibchen beschränkter Brutpflegeapparat, der von den beiden Armen, deren Enden lappenartig verbreitert sind, abgeschieden wird. Die Schale ist also eine sekundäre Erwerbung und hat mit der äußeren Schale der Ectocochlia nicht das geringste zu tun.

Fig. 346. Lndoceras Ismaeli Zitt. aus der oberen Kreide (Senon der libyschen Wüste, westlich von der Oase Dachel. (Nach *K. A. v. Zittel.*)

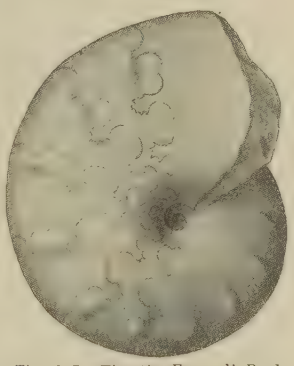


Fig. 347. Tissotia Fourneli Bayle (oberste Kreide; Algier) mit pseudoceratitischer Lobenlinie. (Nach *v. Stromer.*)

Für die ganze Gruppe der Endocochlia ist der Besitz von nur zwei Kiemen bezeichnend, und man hat daher diese Gruppe als „Dibranchiata" den durch den lebenden Nautilus vertretenen „Tetrabranchiata" gegenüber gestellt (S. 187). Eine weitere Besonderheit der Gruppe ist die Zahl der Arme. Man hat nach der Zahl der Arme unter den lebenden Formen zwei Gruppen unterschieden, die zehnarmigen Decapoda und die achtarmigen Octopoda. Lange Zeit hat man gemeint, daß die fossilen Endocochlia, die man als „Belemniten" zu unterscheiden pflegte, gleichfalls zehn Arme besessen hätten, bis verschiedene Funde lehrten, daß diese ausgestorbenen Formen nur sechs hakenbewehrte Arme, also nur drei Armpaare, besessen haben, die bei den bisher bekannt gewordenen

Exemplaren derart gestellt sind, daß die Annahme von noch weiteren, nicht hakentragenden Armpaaren (H. Prell, 1922) nicht wahrscheinlich ist, was auch durch andere Gründe gestützt wird. Nach diesen Gesichtspunkten wären sonach drei Gruppen zu unterscheiden: als die primitivsten wären die sechsarmigen Hexapoda, als die nächst höherstehende Gruppe die von den Hexapoden abzuleitenden zehnarmigen Decapoden und als dritte die von den Hexapoden abstammenden Octopoden zu unterscheiden. Auch einige Decapoden sind durch den Verlust des Tentakelpaares, d. i. ein zu einem speziell ausgebildeten Fangapparat ausgestaltetes Armpaar, sekundär achtarmig geworden (Grimalditeuthis, Chaunoteuthis, Octopodoteuthis, Taonius und Leachia, die vier verschiedenen Familien der Decapoden angehören). Der Verlust der Tentakel

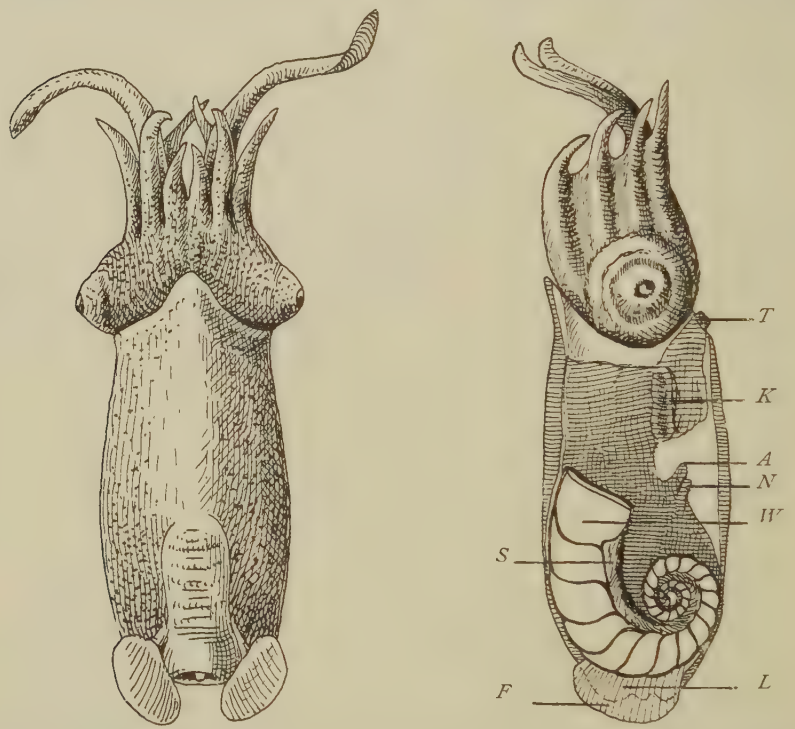


Fig. 348. Spirula australis Lamk. — Weibliches Tier, links von der Dorsalseite, rechts von rechts gesehen, Mantel und Schale durchschnitten. — *A* = After, *F* = Flosse, *K* = Schließknorpel, *L* = Leuchtorgan, *N* = Nierenöffnung, *S* = Sipho, *T* = Trichter, *W* = letzte Schalenkammer. (Nach *C. Chun.*)

ist als eine Folge der mikrophagen Lebensweise dieser Formen anzusehen, während die Mehrzahl der tentakeltragenden Decapoden eine makrophage Lebensweise führt.

Unter den lebenden Endocochlia besitzt die Gattung Spirula, eine in den wärmeren Meeren weitverbreitete, in größeren Tiefen als Schwimmtype lebende Gattung, eine in der spiralen Einrollung oberflächlich an Nautilus erinnernde Schale, die jedoch von der Nautilusschale dadurch verschieden ist, daß sie in entgegengesetzter Richtung als diese eingerollt ist (Fig. 348). Sie wird von zwei lateralen Hautfalten umschlossen. Im Bau der inneren Organe steht Spirula den Tintenfischen (Sepia und Verwandte) nahe und kann keinesfalls mit den schalen-

tragenden Ammoniten oder Nautiloideen in unmittelbaren genetischen Zusammenhang gebracht werden. Am Ende des Körpers liegt in der Mittellinie des Körpers ein Leuchtorgan. Die Schale ist von einem wohlentwickelten Sipho durchzogen; sie erweist sich in dieser Hinsicht als primitiver als die aller übrigen lebenden Angehörigen dieser Unterklasse und steht daher noch den durch die „Belemniten" vertretenen Hexapoda näher.

Bei den höher spezialisierten lebenden Gruppen ist die Schale hochgradig rudimentär geworden und gänzlich in das Innere des Mantels eingeschlossen. Der Sipho ist bei diesen Formen nicht mehr sicher erkennbar. Bei den Hexapoden, von denen später noch die Rede sein wird, ist der gekammerte Schalenteil, der „Phragmokon", vorn in einen blattförmigen Fortsatz ausgezogen, der als „Proostracum" bezeichnet wird. Das Hinterende des Phragmokons geht mitunter in einen Sporn über, das „Rostrum". Das Rostrum ist auch bei den lebenden Endocochlia zuweilen ausgebildet, wie z. B. bei Sepia, wo es als Grabstachel verwendet wird. Der Phragmokon dieser Formen (Familie der Sepiiden) ist hochgradig spezialisiert, läßt sich aber doch auf einen primitiven Typus des Phragmokons ohne Schwierigkeit zurückführen.

Bei anderen Gruppen der Endocochlia ist die innere Schale rudimentär geworden; sie ist nicht mehr kalkig, sondern nur chitinös, ungekammert und hat keinen Sipho mehr. Das meist langgestreckte Rudiment der Schale wird als „Gladius" bezeichnet. Der Gladius wird schließlich zu einem dünnen, federkielartigen Stab, ist auch bei den Loliginiden und vielen anderen Familien vorhanden, geht aber bei anderen vollständig verloren (z. B. bei den Idiosepiiden). Auch bei den Octopoden ist im erwachsenen Zustande keine Spur einer inneren Schale mehr erhalten.

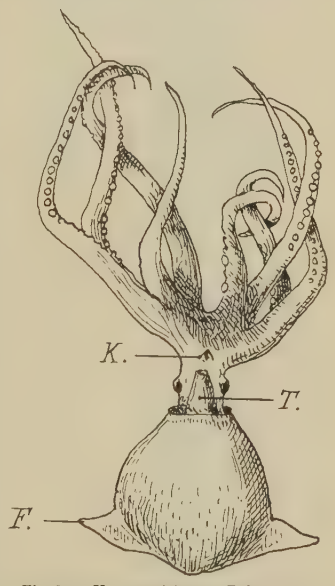


Fig. 349. Unteransicht von Palaeoctopus Newboldi, H. Woodward. (Ungefähr ½ nat. Gr.) Obere Kreide, Libanon. (*K* = Kiefer, *T* = Trichter, *F* = Flosse.) (Rekonstruktion auf Grundlage der Abbildung von *H. Woodward*.)

Bei den Endocochlia sind ursprünglich zwei laterale, terminal stehende Flossen vorhanden, die bei den einzelnen Gattungen je nach ihrer Lebensweise (Bewegungsart) sehr verschieden ausgebildet sind. Bei den Octopoden waren sie ursprünglich entwickelt, wie der älteste bekannte Octopode (Palaeoctopus Newboldi, Fig. 349) beweist; bei den lebenden Octopoden sind nur undeutliche Rudimente terminaler Flossen während der embryonalen Entwicklung nachweisbar. Bei anderen Formen sind laterale Flossen vorhanden, die entweder als Ruderflossen oder als Grabschaufeln verwendet werden. Bei einer Octopodengattung, Vampyroteuthis (in einem einzigen Exemplar bekannt), finden sich sogar zwei Paare kleiner, dorsal stehender Flossen. Wieder andere Formen besitzen laterale Flossensäume, wie z. B. Sepia u. v. a.

Die Arme der Endocochlia sind meist mit Saugnäpfen oder Fanghaken bewehrt; bei den zehnarmigen Formen sind zwei Arme, das „Tentakelpaar", zu mehr oder weniger langen Fangarmen ausgezogen,

die an ihren Enden keulenförmig verdickt zu sein pflegen. Oft sind die Arme durch einen gemeinsamen Hautschirm untereinander verbunden, der auch als Lokomotionsapparat dient und die Bewegung des Tieres beim Schwimmen, die hauptsächlich durch den Trichter (vgl. S. 189) bewirkt wird, unterstützt. Unter den Octopoden treten derartige Hautsäume zwischen den Armen häufig auf.

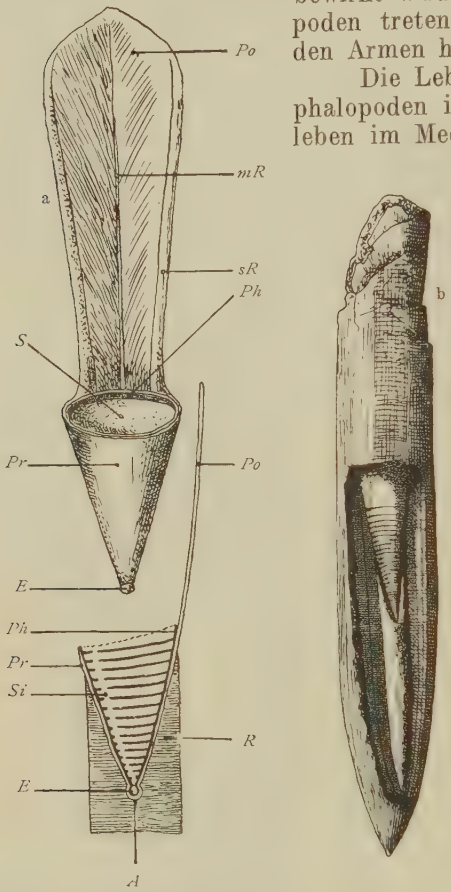


Fig. 350. a, oben: Rekonstruktion von Phragmokon und Proostracum eines Liasbelemniten; Ventralansicht. Unten: Längsschnitt durch Phragmokon, Proostracum und einen Teil des Rostrums. — *Po* = Proostracum, *mR* = Mittelrippe, *sR* = Seitenrand, *Pr* = Phragmokon, *Ph* = Wand desselben, *S* = Septum, *Si* = Sipho, *E* = Embryonalblase, *R* = Rostrum, *A* = Apikallinie. (Nach *G. C Crick*.)
b: Aufgebrochenes Rostrum von Belemnites excentricus, um das Verhältnis von Phragmokon und Rostrum zu zeigen. Oberjura Englands. (Nach *F. A. Quenstedt*.)

Die Lebensweise der dibranchiaten Cephalopoden ist eine sehr mannigfaltige. Alle leben im Meere, aber sie bewohnen dasselbe in allen Regionen. Sie finden sich ebensowohl in der Litoralzone wie auf hoher See als auch in sehr großen Tiefen. Viele sind Schwimmer, und manche gehören zu den schnellsten Schwimmern des Meeres; andere leben planktonisch und haben die Bewegungsfähigkeit fast ganz eingebüßt; wieder andere sind zu trägen Bodenbewohnern geworden, die sich in Felsspalten verkriechen und hier auf Beute lauern. Wieder andere graben sich in den Meeresboden ein und spähen nach Beutetieren aus, die sich in ihre Nähe verirren. Einige, wie der „Flying squid" (Stenoteuthis Bartrami), vermögen sich, wenn sie sich auf der Flucht vor Feinden befinden, aus dem Wasser nach Art der Schwalbenfische herauszuschnellen und mit Hilfe der ausgebreiteten Schwanzflosse einige Zeit in der Luft zu erhalten. Der kleine Stoloteuthis mit großen lateralen Flossen führt beim Schwimmen Flatterbewegungen mit seinen Flossen aus, was ihm die Bezeichnung „Butterfly squid" verschafft hat. Der Aufenthalt in lichtarmen Regionen des Meeres hat bei einigen Typen Spezialisationen der Augen (große Kugelaugen oder Stielaugen) zur Folge gehabt, und eine Art (Cirrothauma Murrayi), die in großen Tiefen eine grabende Lebensweise führt, ist sogar völlig erblindet. Die große Bewegungsfreiheit und die sehr verschiedene Lebensweise der dibranchiaten Cephalopoden hat zur Ausbildung von außerordentlich verschiedenen Körperformen und verschiedenartigen Anpassungen an die Lebensweise geführt.

In der Triasformation, aus der die letzten Orthoceratiden bekannt sind, hat man die ersten Reste von dibranchiaten Cephalopoden mit

innerem Skelett gefunden. Das Skelett besteht aus dem Phragmokon, Proostracum und dem Rostrum. Das letztere ist unter der Bezeichnung „Belemnit“ seit alters her bekannt.

Bei einem normal gebauten Skelett eines „Belemniten“-Tieres (Fig. 350) bildet der Phragmokon eine kegelförmige, mit der Spitze, also dem Embryonalteile, nach hinten und mit der Öffnung nach vorne gewendete Tüte, die durch Querwände (Septen) in eine größere Anzahl von Kammern geteilt ist, die durch ein Siphonalrohr verbunden sind. An den Phragmokon setzt sich vorn das blattförmige „Proostracum“ an, das an der Rückenseite des Phragmokons liegt. Zu-

Fig. 351. Typisches Beispiel eines Clavirostriden-Rostrums: Längsschnitt durch das Rostrum von Belemnites clavatus Schlotheim (Lias). (Nach *J. Phillipps.*) — Die hier durch verschiedene Schraffierung unterschiedenen Schichten bestehen aus einer größeren Anzahl aufeinander folgender Anwachsschichten, die hier des leichteren Vergleichs wegen in Gruppen zusammengefaßt sind.

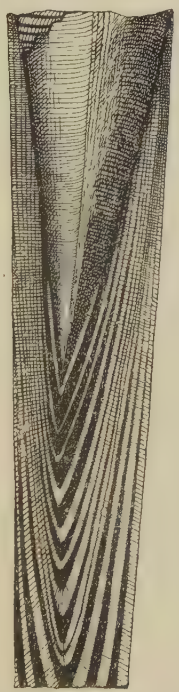


Fig. 352. Typisches Beispiel eines Conirostriden-Rostrums: Längsschnitt durch Mucroteuthis gigan-teus Schloth., Dogger Württembergs. ½ nat. Gr. — Rostrum durchschnitten, mehrere Anwachsschichten in Gruppen zusammengefaßt, Phragmokon nicht durchschnitten. (Nach *F. A. Quenstedt.*)

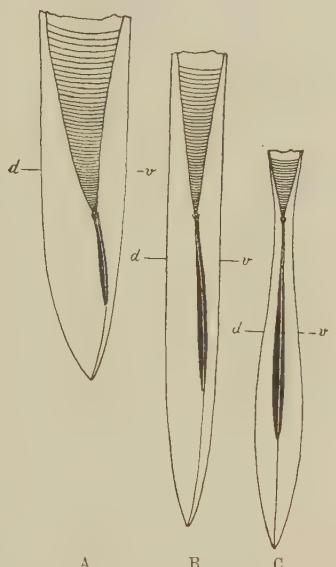


Fig. 353. Typische Beispiele von Clavirostriden-Rostren. A: Umrißlinie eines dorsoventral durchgespaltenen Rostrums von Acroteuthis (geol. Verbreitung: oberster borealer Jura bis zur oberen Grenze des Mittelneokoms). B: Umrißlinie eines ebenso durchgespaltenen Rostrums von Oxyteuthis resp. Aulacoteuthis (unteres Oberneokom). C: Umrißlinie eines ebenso durchspaltenen Rostrums von Hibolites (Neokom). d = Dorsalseite, v = Ventralseite des Rostrums. Das Jugendrostrum ist in schwarzer Farbe gehalten, der Phragmokon gekammert. Das Jugendrostrum umfaßt mit einer schüsselförmigen Erweiterung die Embryonalblase des Phragmokons. — (Nach *E. Stolley.*

erst wird eine kugelige Embryonalblase angelegt, an die sich vorne die erste Gaskammer anfügt, während sich an dem Hinterende der Blase ein kalkiger Stachel entwickelt, das „Rostrum“. Dieses Rostrum ist meist das einzige, was uns vom Skelette der „Belemniten“ erhalten ist, da die zart gebauten Phragmokone meist vor der Einbettung der Reste in das schützende Gestein zerstört worden sind.

Nach der Art der Ausbildung der Rostren lassen sich innerhalb der Gruppe, die bisher meist als die der Belemnoidea bezeichnet worden ist, zwei Gruppen scharf unterscheiden. Im ersten Falle legt sich um

die kugelige Embryonalblase ein keulenförmiger, schlanker Stachel mit seinem schüsselförmig vertieften Vorderende an (Familie der Clavirostriden, Fig. 351), bei der zweiten Gruppe wird über dem Hinterteil des Phragmokons eine dünne Tüte aus Kalk abgelagert (Familie der Conirostriden, Fig. 352). Beim Weiterwachsen legen sich nun im ersten Falle konzentrische Lamellen um die Keule, im zweiten Falle werden immer weitere Kalktüten über die älteren gestülpt. Dieses Wachstum hält entweder bis zur Erreichung des vollerwachsenen Zustandes an (Fig. 351),

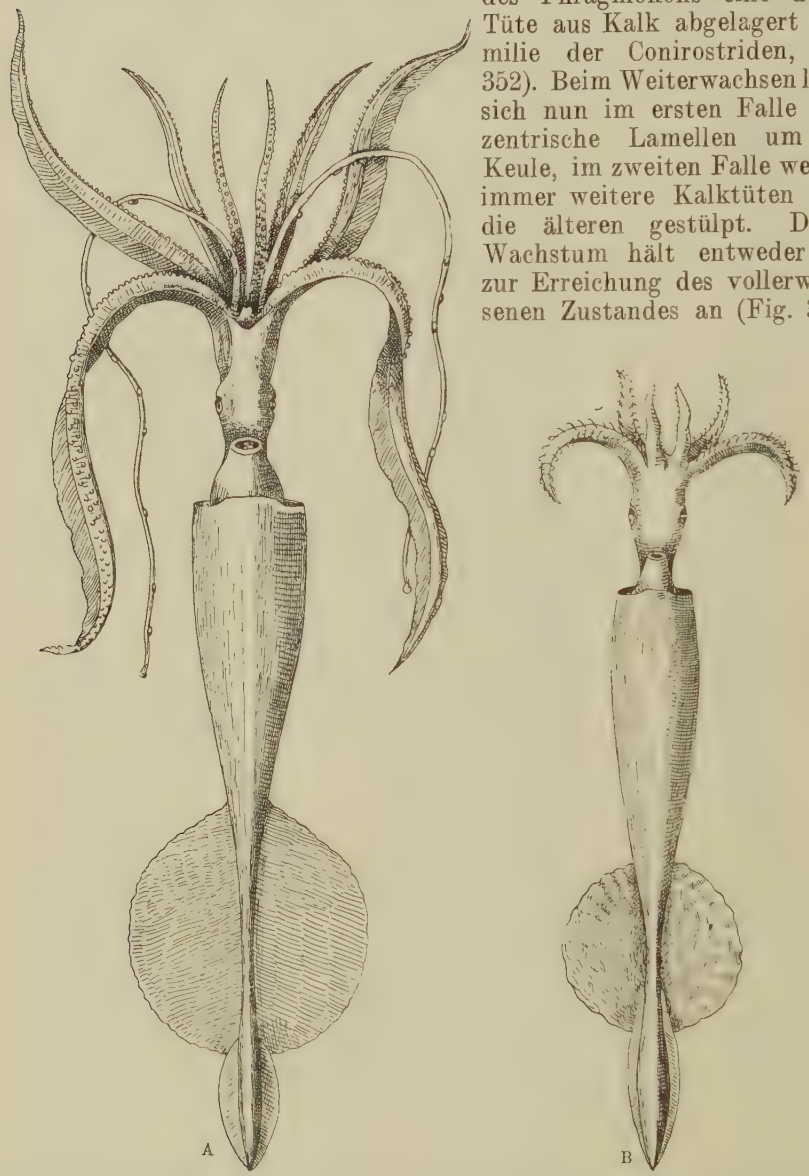


Fig. 354. A: Chirothauma macrosoma Goodrich. (Ansicht von der Ventralseite in ½ nat. Gr.) (Nach *E. S. Goodrich*.) — Lebend im Indischen Ozean. — Farbe durchscheinend, trüb, purpurbraun, stellenweise auf der Dorsalseite in Heliotrop und Blau, auf der Ventralseite in Gelb übergehend. B: Rekonstruktion von Belemnites semihastatus, Oberdogger Schwabens, verkl. (Nach *O. Abel*.)

oder die Gestalt des Rostrums wird bei zunehmendem Alter des Tieres eine andere (Fig. 353), so daß die Außenform keinen sicheren Schluß auf den inneren Bau des Rostrums gestattet. Die Form des Rostrums ist bedingt durch seine Funktion. Bei den clavirostriden Be-

lemniten hat der Mantel des Tieres wahrscheinlich dieselbe Gestalt besessen wie bei einzelnen lebenden dibranchiaten Cephalopoden (z. B. Chirothauma, Fig. 354 A), bei denen am Körperende zwei sich zum Teil deckende Terminalflossen stehen; da wir bei den clavirostriden Belemniten sowohl eine ventrale wie zwei dorsoventrale Längsfurchen auf dem Rostrum beobachten können (vgl. Fig. 361 B), so ist es wahrscheinlich, daß auch hier zwei Flossen ebenso wie bei Chirothauma ausgebildet waren, so daß wir das Tier dementsprechend rekonstruieren können (Fig. 354 B). Wir werden daher auch den nach diesem Typus gebauten Belemniten eine Lebensweise wie Chirothauma zusprechen dürfen.

Dagegen scheinen die Belemniten mit normal conirostridem Rostrum dasselbe in ähnlicher Weise wie die Sepien als Grabstachel verwendet zu haben (Fig. 355).

Eine sehr eigentümliche Erscheinung zeigen uns die Rostren zweier Gattungen aus den deutschen Jurabildungen. Bei der älteren, Cuspiteuthis, setzt sich das Rostrum anfänglich aus normal übereinander gestülpten kalkigen Tüten zusammen, bis das Rostrum die Form und Länge eines kleinen Fingers erreicht hat. Dann aber setzt sich mit einem Male an das Rostrum ein langer, hohler Spieß an, wie er bei Cuspiteuthis acuarius schon seit langem bekannt ist (Fig. 356). Ein solcher hohler und zart gebauter Stachel kann wohl kaum als Pflug gedient haben. Wir finden in der Gegenwart in einer nicht mit den Belemniten näher verwandten, aber nach demselben Typus wie Cuspiteuthis gebauten Form (Loligo media, Fig. 357) einen durchaus analogen Fall, so daß wir Cuspiteuthis nach dieser lebenden Type rekonstruieren können (Fig. 358).

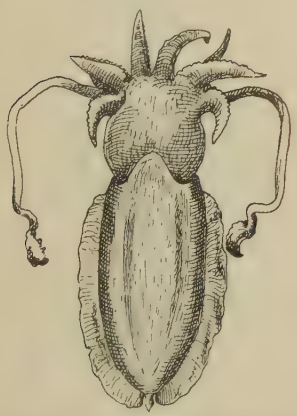


Fig. 355. Beispiel eines Tintenfisches mit frei vorspringendem Dorn: Sepia Orbignyana Fér. (½ nat. Gr.) — Golf von Neapel. (Nach *G. Jatta.*)

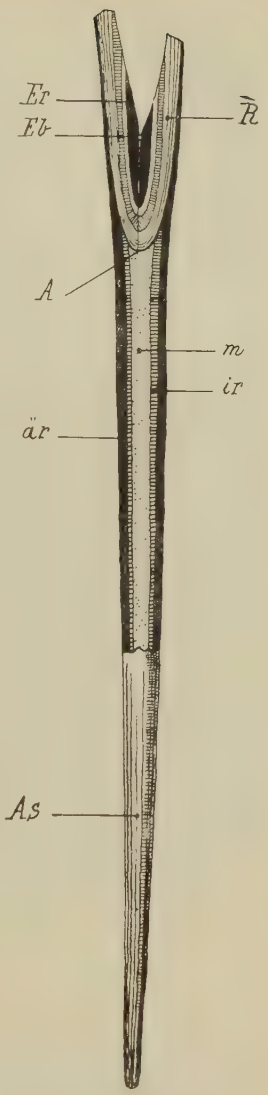


Fig. 356. Längsschnitt durch das Rostrum und die spießartige Verlängerung desselben von Cuspiteuthis acuarius Schloth., aus dem Lias ε von Süddeutschland. Das Ende des Spießes ist nicht durchschnitten. (¾ nat. Gr.) Schematische Rekonstruktion. *Er* = Embryonalrostrum. *Eb* = Embryonalblase des Phragmokons. *R* = Rostrum. *A* = Ende der Apikallinie. *m* = „markige" Innenschicht des „Spießes", *ir* = innere Rindenschichten des „Spießes". *är* = äußere Rindenschicht des „Spießes" und des Rostrums. *As* = Außenschicht (*är*) des „Spießes" mit den für unausgewachsene Exemplare charakteristischen Längsstreifen, die bei erwachsenen Individuen nicht mehr sichtbar sind. (Nach *O. Abel.*)

Daß unter den Belemniten verschiedene Formen zu verschiedenen Zeiten ihres Lebens verschiedene Lebensweise führten, geht aus der Formverschiedenheit der Rostren in der Jugend und im erwachsenen Zustand (wie bei Cuspi-

teuthis acuarius) hervor. Während Cuspiteuthis und der nicht mit ihm verwandte, aber analog angepaßte Mucroteuthis (Fig. 352) (Dogger Deutschlands) in der Jugend nektobenthonisch, im Alter nektonisch lebten und dann mit ihren zarten langen Spießen wahrscheinlich die Algenwälder nach Beute durchstöberten, gingen andere Typen, wie z. B. Acroteuthis und Aulacoteuthis (Fig. 353), die in der Jugend planktonisch lebten, im Alter zur benthonischen Lebensweise über. Daß auch die Gattung Hibolites (Fig. 353 C) einen derartigen Wechsel der Lebensweise ausführte, beweisen die zahlreichen verheilten Frakturen des Rostrums (Fig. 359), eine Folge des Anstoßens an feste Objekte des Meeresgrundes.

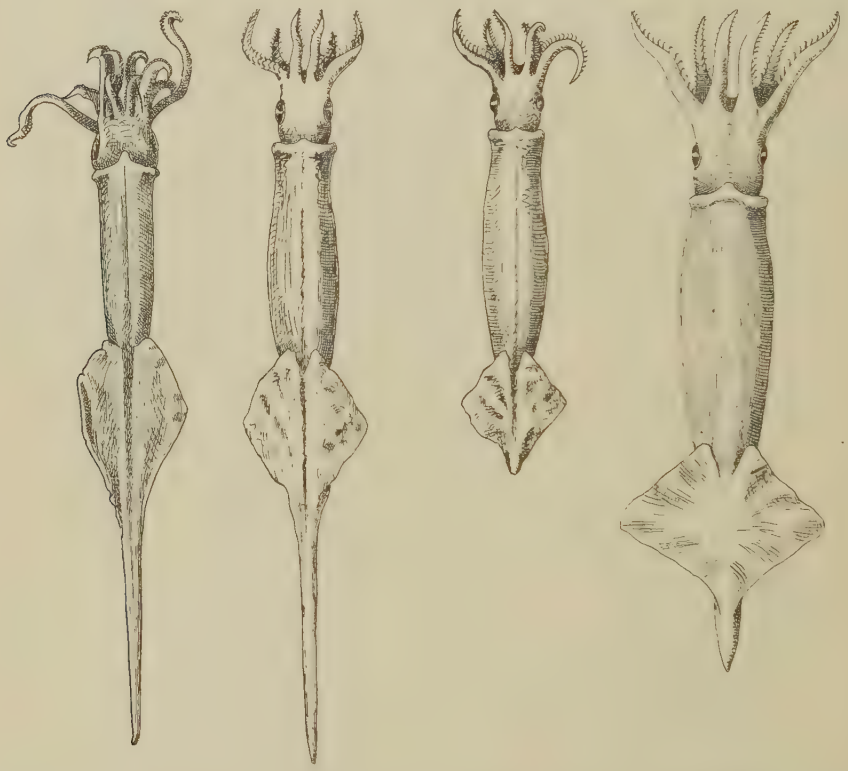


Fig. 357. Fig. 358 a. Fig. 358 b. Fig. 358 c.

Fig. 357. Loligo media L., Golf von Neapel (Länge etwa 20 cm).
Fig. 358. Drei Rekonstruktionen von Belemniten: a und b Cuspiteuthis acuarius Schl. (vgl. Fig. 356), b vor dem Ansatz des „Spießes"; c Belemnites spinatus Qu., Dogger Schwabens. (Nach *O. Abel.*)

In der senonen Schreibkreide West- und Nordeuropas findet man sehr häufig die meist in honiggelben oder goldbraunen, radialfaserigen Kalkspat umgewandelten Rostren der Gattung Belemnitella, am häufigsten B. mucronata Schloenb. Die Rostren zeigen neben reich verzweigten Gefäßeindrücken (Fig. 361 B, *G*), die sich namentlich auf der Ventralseite in großer Zahl finden und von einer der Ventralseite genäherten Seitenfurche ausstrahlen (*S*) — sie entsprechen wohl Venen —, zwei dorsolaterale Rinnen (Dl_1, Dl_2), die als Ansatzstellen für die Muskeln der Schwanzflosse anzusehen sind. Auf der Ventralseite des Rostrums liegt ein medianer Schlitz, der das Unterende der Phragmokonalveole be-

zeichnet. Das Ende des Rostrums läuft in einen stumpfen, wie aufgesetzt erscheinenden Sporn aus.

Verwandt mit Belemnitella ist die ältere Gattung Actinocamax (vom Cenoman bis zum unteren Senon). Auch diese Rostren tragen einen Endsporn, aber eine Verschiedenheit besteht in der sehr brüchigen Beschaffenheit des Rostrums am Unterende des Phragmokons, so daß zuweilen das Vorderende des Rostrums eine nach vorne zugespitzte Pyramide bildet, in deren Spitze die Embryonalblase des Phragmokons (vgl. Fig. 350 a, oben *E*) eingesenkt ist. A. quadratus gilt als ein Leitfossil des Untersenons (Quadratenkreide), ebenso wie Belemnitella mucronata für das Obersenon bezeichnend ist.

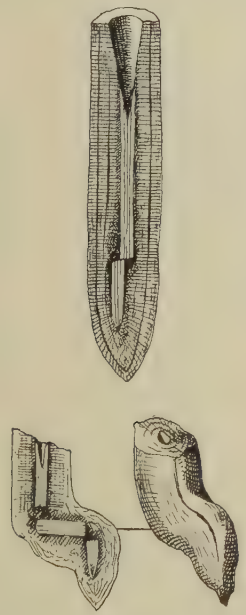


Fig. 359. Verheilte Rostrumbrüche zweier Individuen von Hibolites subfusiformis Raspail. (¾ nat. Gr.) — Oben: Längsschnitt durch ein Rostrum, dessen Embryonalrostrum gebrochen, disloziert und unter Kallusbildung verheilt ist. Die späteren Anwachsschichten haben die Deformation ausgeglichen. Unten: Längsschnitt und Ventralansicht eines zweiten Exemplares. Das doppelt gebrochene Embryonalrostrum ist stark disloziert, und die späteren Anwachsschichten haben die Deformierung nicht verwischen können. Neokom von Castellane (Basses-Alpes). (Nach *J. Duval-Jouve.*)

Fig. 360. Handstück aus einem „Belemnitenschlachtfeld" mit Belemnites clavatus des Lias von Bartenbach in Schwaben. — Etwas kleiner als nat. Gr. (Nach *O. Abel.*)

Die Clavirostriden und Conirostriden sind Charaktertiere der mesozoischen Ablagerungen. Sie haben namentlich die Meere der Juraformation, wie die zahllosen und häufig in dichten Massen (Fig. 360) angehäuften Rostren beweisen, in großen Scharen bevölkert. Das Vorhandensein von kräftigen Fanghaken an den Armen einiger gut erhaltener Exemplare aus dem englischen Jura (Lias und Oxfordien) beweist, daß diese Formen Räuber gewesen sind wie die lebenden Typen, deren Arme Fanghaken tragen. Bei den englischen Exemplaren sind nur sechs Arme vorhanden (bzw. die Hakenreihen derselben), so daß die Belemniten hinsichtlich ihrer Armzahl sowohl von den „Decapoden" als auch von den „Octopoden" verschieden sind und die tiefste Stufe unter den dibranchiaten Cephalopoden einnehmen.

Neben den Clavirostriden und Conirostriden ist als eine weitere Familie die der Belemnoteuthiden zu unterscheiden, die mit Belemno-

teuthis aus der Trias (Fig. 361 A) beginnt und sich bis in den oberen Jura verfolgen läßt. Derselben Familie gehört wahrscheinlich auch die Gattung Diploconus aus dem obersten Jura (Fig. 362) an. Das Rostrum wird bei allen Formen dieser Familie aus sehr zarten Kalkblättern, aber nicht von Lagen mit radialfaseriger Struktur wie bei den echten „Belemniten", aufgebaut.

Zu den dibranchiaten Cephalopoden gehören ferner die Belopteriden des Eozäns, deren Rostrum durchaus abweichend gestaltet war (Fig. 363) und zwei seitliche Fortsätze zum Ansatze von Terminalflossen trug.

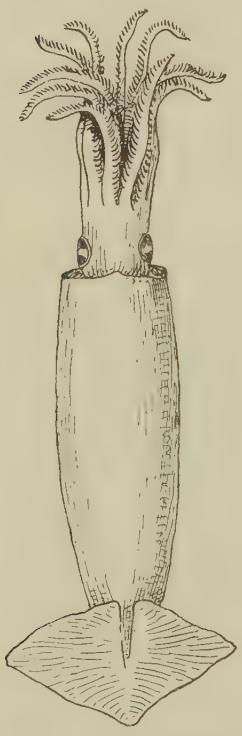


Fig. 361 A. Rekonstruktion von Belemnoteuthis antiqua Pearce. (½ nat. Gr.) — Dogger Englands. (Nach *O. Abel.*)

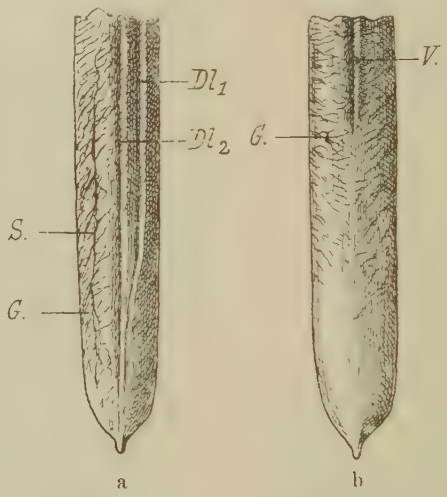


Fig. 361 B. Belemnitella mucronata Schloenbach, aus der Schreibkreide von Rügen, a von der linken Seite, b von der Ventralseite gesehen. (Nach verschiedenen Exemplaren kombiniert). *V* = Ventralschlitz (Alveolarschlitz), Dl_1 = obere, Dl_2 = untere Dorsolateralfurche für die Schwanzflossenmuskulatur, *S* = Gefäßrinne, sich gegen die Spitze zu in anastomosierende Gefäßzweige auflösend, *G* = Gefäßeindrücke.

Spirulirostra aus dem Miozän (Fig. 364) bildet eine Seitenlinie, die einen spiralig eingerollten Phragmokon besaß, an dessen Dorsalseite (und nicht in der Achsenverlängerung) sich ein Rostrum ansetzte, dessen Funktion die eines Grabstachels gewesen sein dürfte.

Mit den Sepien näher verwandt ist Belosepia (Fig. 365) aus dem Eozän. Die ältesten Arten der Gattung Sepia sind erst aus dem Tertiär bekannt, aber Angehörige dieser Gruppe, die als Chondrophoriden unterschieden werden, treten zuerst im oberen Lias auf.

Vorzüglich erhaltene Abdrücke fossiler Dibranchiaten sind in den schwarzen Liasschiefern Schwabens und den tithonischen Plattenkalken Bayerns (Fig. 366) nicht selten gefunden worden; zuweilen ist der Inhalt des Tintenbeutels als schwarze, pechkohlenartige Substanz erhalten.

Die älteste Octopodengattung ist Palaeoctopus (Fig. 349) aus der oberen Kreide des Libanon.

Unterstamm: Tentaculata.

Die Gruppe der Tentaculaten oder „Kranzfühler", die man früher vielfach mit dem irreführenden Namen Molluscoidea bezeichnet hat,

nimmt im Tierreiche eine eigenartige Stellung ein. Vorwiegend handelt es sich in den Tentaculaten um festsitzende Tiere, und dieser Lebens-

Fig. 362. Rostrum von Diploconus belemnitoides Zittel. (Nat. Gr.) — Das Rostrum ist der Länge nach aufgebrochen und zeigt das Längenverhältnis zwischen Rostrum und Phragmokon. Das Rostrum besteht aus sehr dünnen, blätterigen Kalklagen; radiale Kalkfasern fehlen. — Tithon Mährens. (Nach *K. A. v. Zittel.*)

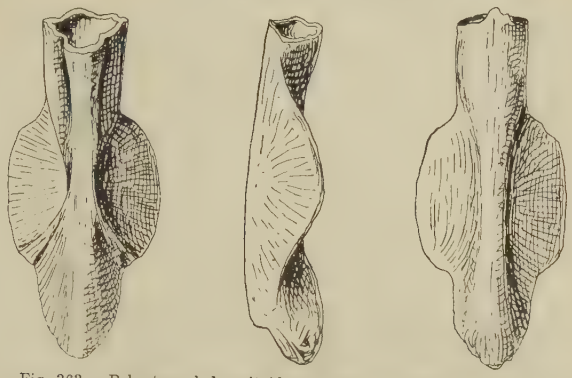


Fig. 363. Beloptera belemnitoidea Blainv. (Rostrum in drei Ansichten in nat. Gr.) Links: Ventralansicht; Mitte: Ansicht von rechts; rechts: Dorsalansicht. (Nach *d'Orbigny.*)

weise sind gewisse Ähnlichkeiten des allgemeinen Habitus zuzuschreiben, die sich zwischen den Bryozoen und den Hydroidpolypen finden. Entscheidend für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen und der systematischen Stellung der Tentaculaten, unter denen drei Gruppen, die Phoronoidea, die Bryozoa und die Brachiopoda, unterschieden werden, ist das Vorhandensein eines aus drei Abschnitten bestehenden Darmes, dessen Endöffnung (After) dem Munde stark genähert ist, wie wir dies auch bei den sessilen Echinodermen finden. Der Besitz eines Zentralnervensystems und zweier Nierenkanäle weist diesen eigenartigen Tieren eine höhere Stellung im System des Tierreiches an. Es sind ausgesprochene Coelomtiere, deren freischwimmende Larven, Actinotrocha genannt, sich als umgeänderte Trochophoralarven (vgl. S. 40) darstellen.

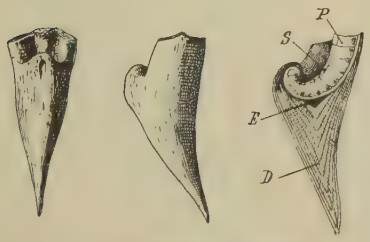


Fig. 364. Links: Ventralansicht; Mitte: Ansicht von links; rechts: Längsschnitt durch den Phragmokon und Dorn („Rostrum") von Spirulirostra Bellardii d'Orb. (Etwas über nat. Gr.) — *S* = Sipho, *P* = Phragmokon, *D* = Dorn (= sogenanntes „Rostrum"), *E* = das „Jugendrostrum", d. i. die älteste, auf der Dorsalseite der vierten bis sechsten Kammer des Phragmokons aufsitzende Schicht des Dorns, die hier mit schwarzer Farbe angelegt ist. — Miozän von Turin. (Nach *A. d'Orbigny.*)

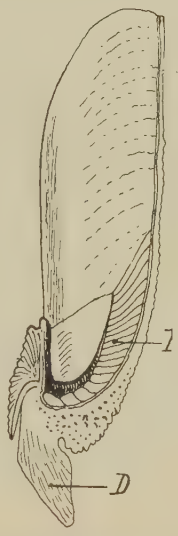


Fig. 365. Längsschnitt durch den Schulp von Belosepia Blainvillei Desh. (Nat. Gr.) — *P* = Phragmokon, *D* = Dorn („Rostrum"). — Eozän Frankreichs. (Nach *Munier-Chalmas.*)

Die tiefste Stellung unter den Tentaculaten nimmt die Gruppe der Phoronoidea ein. Phoronis ist ein kleines, wurmartiges, in Röhren wohnendes Tier, das sich entweder seine Wohnröhren selbst baut oder in von anderen Tieren ausgehöhlten und von ihnen verlassenen Bohrlöchern lebt. Die Phoroniden sind fossil unbekannt, so daß nur die

fossilen Vertreter der beiden anderen Klassen (Bryozoa-Ectoprocta und Brachiopoda) als Dokumente für die Geschichte dieser Gruppe in Betracht kommen.

Klasse: Bryozoa.

Fast alle Bryozoen bilden stockartige Kolonien von Einzeltieren, die entweder in Gestalt von dünnen Krusten Steine oder andere Fremdkörper (Muschelschalen u. dgl.) überziehen oder büschelförmige, ästige oder moosförmige Stöcke (daher der Name „Moostierchen") aufbauen. Der weiche Vorderkörper trägt die Fühler oder Tentakel, der Hinterkörper ist von einer dicken, mitunter stachelbesetzten Cuticula umgeben, die meist verkalkt und daher fossil werden kann, während die übrigen Körperteile der Zerstörung unterliegen. Wie bei den Hydrozoen findet eine Arbeitsteilung unter den verschiedenen Individuen eines Stockes statt, so daß folgende verschiedene Typen polymorpher Individuen eines Stockes zu unterscheiden sind: 1. die normalen Nährpersonen mit Tentakeln; 2. die Ovicellen, die in Gestalt rundlicher oder eiförmiger Kapseln zur Aufnahme der befruchteten Eier dienen; 3. die Vibracularien, die in Gestalt langer Tastfäden entwickelt sind und die von der Oberfläche des Stockes Nahrungstiere den Nährpersonen zufegen; 4. die Avicularien, die in Gestalt zweiarmiger, an Vogelschnäbel erinnernder Zangen, deren Öffnung und Verschluß durch Muskeln bewirkt wird, ausgebildet sind und als Wehrpersonen funktionieren. Tentakel, Mund und Darm fehlen den Avicularien entweder ganz oder sind in rudimentärem Zustand nachweisbar. Diese Wehrpersonen können sich in das Innere der Wohnzelle zurückziehen, die durch einen Deckel verschließbar ist; endlich sind 5. die Stolonen zu unterscheiden, die als Wurzeln der Stöcke dienen und sehr vereinfachte Individuen darstellen.

Fig. 366. Ostracoteuthis speciosa Münst., aus dem tithonischen Plattenkalk von Eichstätt (Bayern), etwa 1/3 nat. Gr.

Die fossilen Bryozoen gehören der Ordnung der Gymnolaemata an; die Tentakel umsäumen bei diesen Formen die Mundscheibe in geschlossenem Kreise, während sie bei den Phylacolaemata (fossil unbekannt) in Hufeisenform angeordnet sind. Die Bryozoen werden in eine Anzahl von Ordnungen, Unterordnungen und Familien zerlegt, deren genetische Beziehungen untereinander noch sehr unsicher sind. Die Merkmale, nach denen die Unterscheidung zu geschehen pflegt, bestehen im Vorhandensein oder Fehlen der Ovicellen, Vibracula und

Avicularia, im Vorhandensein oder Fehlen eines die Mündung verschließenden Deckels sowie in der Form der Zellen. (Nach diesen Gesichtspunkten werden die Unterordnungen der Cyclostomata, Cryptostomata, Trepostomata, Cheilostomata und Ctenostomata unterschieden. Wahrscheinlich sind die in der Unterordnung Cyclostomata zusammengefaßten Formen, voran die Gattung Stomatopora, die ursprünglichsten, aus denen sowohl die übrigen zahlreichen Typen der Cyclostomata wie der anderen Gymnolaemata hervorgegangen sind.)

Fig. 367. Stomatopora longisrata d'Orb., aus dem Cenoman Frankreichs. $^{15}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *Pergens.*)

Die Cyclostomata (lange Wohnröhren mit runden, deckellosen Mündungen, Ovicellen immer vorhanden, mit wenigen Ausnahmen fehlen aber Avikularien und Vibrakeln) erlangen ihre Hauptentfaltung im Mesozoikum, finden sich aber schon im Untersilur und reichen bis in die Gegenwart. Die Systematik der einzelnen Unterabteilungen ist noch nicht befriedigend geklärt. Hierher gehört u. a. die Gattung Stomatopora (Fig. 367), die vom Untersilur bis zur Gegenwart bekannt ist. (Die noch heute lebende Stomatopora granulata tritt schon im Neokom auf.) An diese Gruppe schließen sich die Cryptostomata an, deren Reste nur aus dem Paläozoikum bekannt sind und die deshalb von vielen Forschern als die primitivste Gruppe betrachtet werden; zu ihnen gehört z. B. die Gattung Fenestella (Fig. 368), die schon im Silur auftritt, aber erst im Karbon und Perm häufig wird und mit dem Perm verschwindet. Manche Cryptostomengattungen haben fächerförmige, andere netz-, blatt- oder trichterförmige Stöcke. Kennzeichnend für diese Unterordnung ist die Verlängerung der Wohnröhrenmündung in einen langen Schaft, das Vestibulum. Polymorphe Zellen fehlen, so daß scheinbar nur Nährpersonen vorhanden waren. Der letztere Umstand scheint für ein primitives Verhalten gegenüber den Cyclostomata zu sprechen, während das Vestibulum eine besondere Spezialisation darstellt (Spezialisationskreuzung?).

Fig. 368. Links: Fenestella elegans Hall, aus dem unteren Obersilur (Rochester shales) von Nordamerika. Nat. Gr. Rechts: Fenestella cribrosa Hall, ebendaher, in $^{10}/_{1}$ nat. Gr. (Nach *Ray S. Bassler.*)

Eine dritte Unterordnung wird als die der Trepostomata unterschieden; bei ihr treten mehrere eigenartige Zellenbildungen auf, die den übrigen Gruppen fehlen. Hierher gehört z. B. die Gattung Monticulipora (Fig. 119, 369). Sie sind vom Untersilur bis zur Gegenwart verbreitet.

Die vierte Unterordnung, die Cheilostomata, deren Grenzen gegen die Cyclostomata keine scharfen sind, tritt erst im Jura auf und entfaltet von da an einen großen Formenreichtum. Die Mehrzahl der tertiären und rezenten Gattungen gehört dieser Gruppe an, deren Wohnröhren gedeckelt und bei denen Avikularien, Ovicellen und Vibrakeln in der Regel vorhanden sind. Hierher gehört z. B. die im Tertiär häufige und

durch die zierliche Skulptur des Skelettes auffallende Gattung Lepralia (Fig. 370).

Klasse: Brachiopoda.

I. Körper. Die Weichteile des Brachiopodenkörpers nehmen innerhalb der beiden Schalen nur einen verhältnismäßig geringen Raum ein; nur die beiden Mantellappen, welche die Schalen absondern, erstrecken sich über den ganzen Innenraum der beiden Schalenflächen. Sehen wir von den Mantellappen ab, so erfüllt der übrige Körper kaum mehr als etwa den dritten, hinteren Teil der Schale.

Der Körper eines Brachiopoden ist derart zu orientieren, daß die eine kleinere Klappe als die obere oder dorsale, die untere, größere als die ventrale zu betrachten ist. Hierin liegt schon ein durchgreifender Unterschied im Vergleiche mit den Muscheln, bei denen die eine Klappe der linken und die andere der rechten Körperhälfte angehört. Die Verbindungsregion beider Klappen bezeichnet das hintere, die Stelle des stärksten Klaffens der Schalen das Vorderende des Tieres.

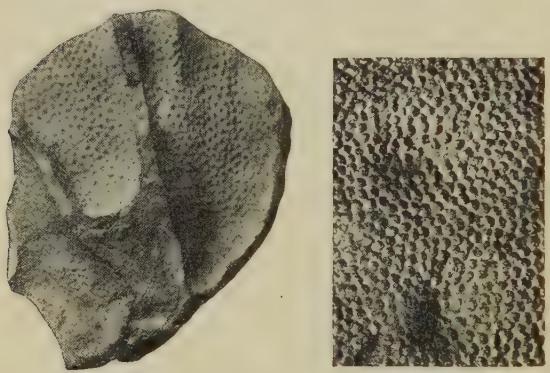


Fig. 369. Monticulipora mammulata d'Orb. Untersilur. Links: ganzer Stock in ½ nat. Gr. Rechts: Teil der Oberfläche in $^5/_1$ nat. Gr.

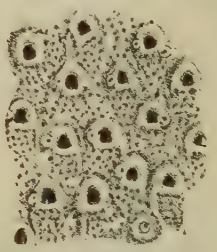


Fig. 370. Lepralia labiosa Ulr., aus dem Eozän von Maryland. — $^{30}/_1$ nat. Gr. (Nach *E. O. Ulrich.*)

Vom Mantel entspringt ein mehr oder weniger zylindrischer Fortsatz, der Stiel, der in der Regel aus einem kreisrunden Loch durch das etwas stärker vorspringende Hinterende der Ventralklappe austritt und zur Anheftung des Tieres dient. Die überwiegende Mehrzahl der Brachiopoden oder „Armfüßer" führt eine sessile Lebensweise, bei welcher der Stiel die Anheftung zu bewirken pflegt, während sie nur in wenigen Fällen durch unmittelbares Anwachsen der unteren Schale an die feste Unterlage zustande kommt. Nur selten findet keine Befestigung des Tieres an seine Unterlage durch das Anwachsen des Stieles oder der Unterschale statt, und die Tiere führen eine freie Lebensweise wie die Mehrzahl der Lamellibranchiaten.

Bei der Beschreibung eines Brachiopoden wird stets auf die morphologische Orientierung Rücksicht genommen und nicht auf die physiologische. Die (morphologische) untere, d. i. ventrale Klappe ist nämlich in der Regel beim lebenden Tiere nach oben gewendet (Fig. 371).

Der Darmkanal besitzt eine Vorderöffnung, den Mund, der sich am Vorderende des Körpers ziemlich weit hinten zwischen beiden Mantellappen öffnet, aber häufig keinen After, und der Darm endet somit in diesen Fällen blind; die Exkretion findet durch ein bis zwei Paar röhrenförmige Organe statt.

Der Verschluß und die Öffnung der beiden Schalen wird durch innerliche Muskeln bewirkt, die Schließmuskeln (Adductoren) und die Klaffmuskeln (Divaricatoren). In der Regel sind zwei Paar Schließmuskeln vorhanden, deren Ansatzstellen auf der Innenseite der Klappen deutlich umgrenzt sind. Es ist daher auch möglich, die

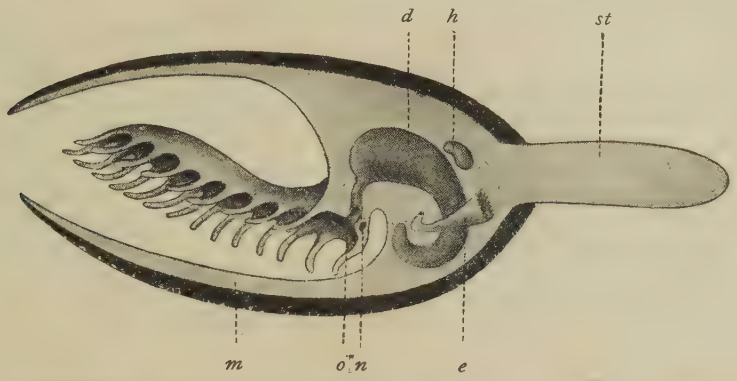


Fig. 371. Schematischer Längsschnitt eines Brachiopoden. d = Darm, e = Exkretionsorgan, h = Herz, m = Mantel, n = Nervenknoten, o = Mund, st = Stiel. Schale schwarz gehalten. (Nach *J. E. V. Boas.*)

Ansatzstellen der Muskeln bei den fossilen Brachiopoden, deren Weichteile zerstört sind, als solche zu erkennen. In normalen Fällen, z. B. bei Magellanea flavescens (Fig. 372), liegt auf der Innenseite der Ventralklappe vorn zu beiden Seiten der Mittellinie ein großer Muskeleindruck für den Ursprung des vorderen Paares der Klaffmuskeln (8), hinter

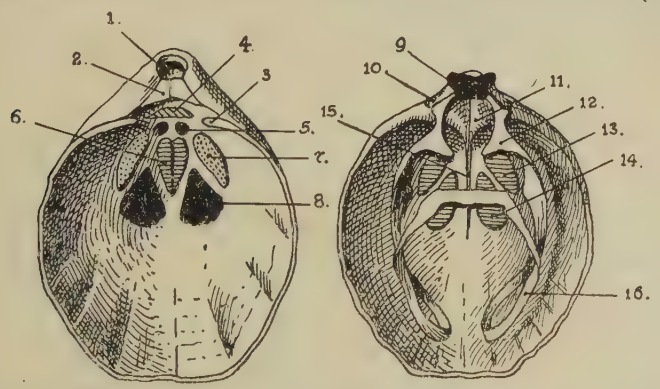


Fig. 372. Magellanea flavescens Lamk. — Lebend. (Mit Benützung der von *Davidson* und *Stromer* gezeichneten Abbildung). — Links: Ventralklappe, rechts: Dorsalklappe, beide von innen gesehen ($^2/_3$ nat. Gr.). 1. = Stielloch (Foramen), 2. = Deltidium, 3. = Schloßzahn, 4. = Ansatzstelle des Stielbandes, 5. = Ursprungsstelle der hinteren Klaffmuskeln, 6. = Ansatzstelle der Schließmuskeln, 7. = Ansatzstelle der ventralen Stielmuskeln, 8. = Ursprungsstelle der vorderen Klaffmuskeln, 9. = Schloßfortsatz mit den Ansatzstellen der Klaffmuskeln und der dorsalen Stielmuskeln, 10. = Zahngrube, 11. = Schloßplatte, 12. = Schenkel des Armgerüstes, 13. = Ursprungsstelle des hinteren Schließmuskels, 14. = dgl. des vorderen, 15. = Medianseptum, 16. = Armgerüstschleife.

ihnen je ein viel kleinerer Muskeleindruck für das hintere Paar der Klaffmuskeln (5). Beide Klaffmuskelpaare heften sich an dem sogenannten Schloßfortsatz der Dorsalklappe an. Die beiden Schließmuskelpaare entspringen dagegen von der Innenseite der Dorsalklappe, und zwar liegen bei Magellanea die großen Ursprungsstellen der beiden Schließmuskelpaare zu beiden Seiten des Mittelkieles (13, 14) der Innenfläche der Dorsalklappe, während sich die Insertionsstellen der Schließmuskeln

auf der Innenseite der Ventralklappe zwischen den Ursprungsstellen des vorderen und des hinteren Klaffmuskelpaares befinden und einen herzförmig umgrenzten Raum einnehmen (Fig. 372, 6).

Da beide Muskelgruppen, sowohl die Schließer wie die Öffner, im Innern der Schale liegen, so findet nach dem Tode des Tieres kein Aufklaffen der beiden Schalen wie bei den Bivalven statt.

Der Mund ist bei Jugendformen der Brachiopoden von einem Tentakelkranz umrahmt, welcher dem Munde die Nahrung zustrudelt; im Laufe der ontogenetischen Entwicklung nimmt der Tentakelkranz durch eine Einbuchtung die Form eines Hufeisens an. Die Seitenenden des Hufeisens wachsen dann immer mehr zu „Armen" aus, verlängern sich und rollen sich ein und füllen den weiten Zwischenraum aus, der zwischen der Innenfläche der Mantellappen und dem eigentlichen Rumpfe freibleibt. Die physiologische Funktion der Arme besteht in der Nahrungszufuhr, die durch Wimperbewegungen einer Doppelreihe von Tentakeln bewerkstelligt wird, aber außerdem fungieren die Arme auch als Atmungswerkzeuge. Die Arme werden durch innere Stützen, das Arm-

Fig. 373 A.

Fig. 373 B.

Fig. 373 C.

Fig. 373 A. Productus costatus Sow., Unterkarbon Schottlands. Dorsalansicht. (Nach *Davidson*.)
Fig. 373 B. Productus longispinus, aus dem Karbon Englands. (Nach *Davidson*.)
Fig. 373 C. Productus complectens, mit seinen Stacheln einen Seelilienstiel umklammernd. — Aus dem Karbon Englands. — Nat. Gr. (Nach *Etheridge*.)

gerüst, versteift, das an der Dorsalschale befestigt ist und dessen Formunterschiede für die systematische und phylogenetische Gruppierung der fossilen Gattungen von Wichtigkeit sind. Mit dem Öffnen und Schließen der beiden Schalen haben die Arme nichts zu tun.

Zuweilen finden sich auch eigene Stielmuskeln oder Adjustoren bei den Brachiopoden ausgebildet, wie z. B. bei Magellanea. Sie haben die Aufgabe, eine Lageänderung des Körpers bei den festgewachsenen Tieren zu veranlassen. In diesen Fällen ist je ein Paar ventraler und dorsaler Stielmuskeln vorhanden, deren Lagebeziehungen zu den vier anderen Muskelpaaren aus der Figur 372 (7, 9) ersichtlich sind.

II. Schale. 1. Bildung der Schale. Die Schale wird nicht von der ganzen Außenfläche der Mantellappen, sondern von deren Rändern ausgeschieden; die ersten Anfänge zeigen sich schon als „Protegulum" in Gestalt horniger Schälchen während des Larvenlebens. Auch die hohlen, mitunter (z. B. bei Productus, Fig. 373) sehr langen Stacheln, die in analoger Weise wie die langen Stacheln der Spondyliden zur Verankerung der Schalen in Tangwäldern u. dgl. dienten, sind als Ausscheidungen der Oberfläche der Mantellappen zu betrachten; wir müssen annehmen, daß sich tentakelartige Ausstülpungen des Mantels durch

Schalenporen nach außen erstreckten und daß diese Fortsätze zuerst weich waren. Nur so ist es verständlich, daß wir die Stacheln eines Productus complectens aus dem Karbonkalk Englands in einer Weise um den Stiel eines Crinoiden gewickelt antreffen, wie dies bei den Ranken von Kletterpflanzen der Fall ist (Fig. 373 C).

Das Wachstum der Schalen erfolgt jedoch sonst nur an den Mantelrändern, und zwar am Vorderrande schneller als an den Seitenrändern, wie aus dem Verlaufe der Anwachslinien hervorgeht; die vorherrschende Grundform der Klappen ist durch diese Wachstumsweise bedingt.

2. Schalenstruktur. Die von den Mantellappen ausgeschiedene Schale besitzt eine von den Muschelschalen durchaus verschiedene Struktur (vgl. S. 148); sie besteht bei den primitiveren Formen aus einer Hornschale (Keratinschale), die (z. B. bei Discina) Einlagerungen von phosphorsaurem Kalk enthält, der zuweilen lagenförmig angeordnet ist (bei Lingula). Während derartige Hornschalen nur im Falle der Einlagerung von Kalksalzen der Zerstörung während des Fossilisationsprozesses Widerstand zu leisten vermögen, sind die aus Kalkspat bestehenden Schalen der höher spezialisierten fossilen Brachiopodentypen fast immer erhalten geblieben. Eine mikroskopische Untersuchung dieser Kalkspatschalen zeigt, daß sie entweder aus schräg zur Schalenoberfläche stehenden, dicht aneinanderliegenden Prismen bestehen (Faserschalentypus), oder daß sie von sehr zahlreichen, zur Schalenoberfläche ± senkrecht stehenden Kanälen durchzogen werden. Meist sind diese Kanäle als einfache Röhren ausgebildet, zuweilen sind sie jedoch in der Richtung nach außen verzweigt. Die Außenöffnungen sind nur am Schalenrande offen, sonst aber durch die Cuticula verschlossen; in diese Röhren reichten wahrscheinlich feine Fortsätze des Mantels hinein, welche zur Ernährung der Schale gedient haben dürften. Die oben erwähnten Hohlstacheln von Productus müssen dagegen von stärkeren, ursprünglich rankenartigen Auswüchsen des Mantels durchzogen gewesen sein.

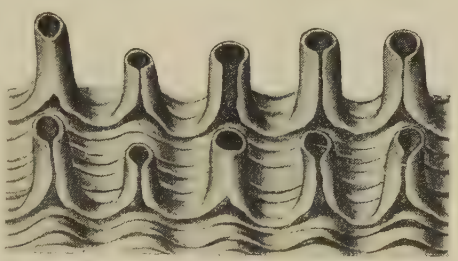


Fig. 373 D. Rhynchonella Doederleini Davidson, lebend in der Sagamibai, Japan. Schalenteil eines ausgewachsenen Exemplares in 25 × 1. (Nach *Cl. Leidhold.*)

Eine eigenartige Schalenskulptur besitzt die lebende Rhynchonella Doederleini Dav. von Japan. In bestimmten Entfernungen voneinander erscheinen die Ränder der Anwachslamellen zu Fortsätzen ausgezogen, die sich einrollen und später durch Verwachsen eine Röhre bilden (Fig. 373 D). Dieselben Röhrenbildungen zeigen die devonischen Spiriferiden, und unter den Muscheln ist als ein Parallelfall die Stachelbildung von Pinna zu nennen. Die Schaleninnenfläche von Rhynchonella Doederleini zeigt die für die Rhynchonellen bezeichnende Schuppenpanzerstruktur, ohne daß irgendwelche Poren oder Durchbohrungsstellen sichtbar wären.

3. Symmetrieverhältnisse. Die Brachiopodenschalen sind in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle streng bilateral-symmetrisch, so daß eine linke und rechte Hälfte durch eine vom Hinterrand zum Vorderrand durch beide Schalen gelegte Symmetrieebene gebildet wird.

Nur sehr selten findet eine Abweichung von dieser Regel statt, wie bei Richthofenia und ihren Verwandten, bei den Strophomeniden, Productiden, Thecidiiden, Craniiden und (selten) bei Spiriferiden. Die Erscheinung der asymmetrischen Verzerrung der Schale ist meist auf das Festwachsen der Schale selbst zurückzuführen, während die mittels eines Stieles angehefteten Formen in der Regel symmetrisch bleiben; freilich kommt auch hier in einzelnen Fällen ein asymmetrisches Wachstum vor, wie bei Rhynchonella, Streptis usw., aber immer ist die Asymmetrie als eine Folgeerscheinung der sessilen Lebensweise anzusehen, bei der sich die Tiere den Unebenheiten des Grundes möglichst anzuschmiegen trachten.

4. Schalenformen. Die vorherrschende Schalenform der Brachiopoden erinnert an ungleichklappige, bilateral-symmetrische Bivalven, wie sie durch gewisse Pilgermuscheln repräsentiert werden. Ursprünglich sind beide Schalen sehr flach, nehmen aber schon nach kurzem Verlaufe der Stammesentwicklung in den verschiedenen Gruppen abweichende Formen an. Entweder wird die ventrale Klappe sehr stark gewölbt, während die dorsale abgeflacht, ja sogar schüsselförmig ausgehöhlt wird; durch Einkrümmung der ältesten Schalenteile, die dem Wirbel der Bivalvenschale (in physiologischer Hinsicht) entsprechen, kommt es sogar, wie z. B. bei Pentamerus (Fig. 374), zu Formen, die an die Megalodontiden (Fig. 226) erinnern. Auch unter den festsitzenden Brachiopoden (Fig. 218) begegnen wir Schalenformen, die wir schon bei den Hippuriten kennengelernt haben (Fig. 202). Andererseits treten uns bei den Brachiopoden Schalenformen entgegen, für die uns selbst das gewaltige Heer der Bivalven kein Seitenstück zu bieten vermag. Hierher gehören die merkwürdigen Falten und radialen, in der Vorderansicht W-förmigen Verbiegungen der Schale, die wir z. B. bei den Terebratulaceen antreffen, während die Rippenentwicklung der Rhynchonellen und der anderen radiär gerippten und gefalteten Brachiopoden wenigstens in groben Zügen an die Rippenausbildung bei Cardium, Pecten, Lima usw. erinnert (Fig. 380, 381).

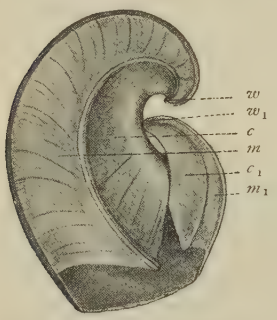


Fig. 374. Pentamerus Knighti Sow. Linke Hälfte beider Klappen. w, w_1 = Wirbel der Ventral- und Dorsalklappe, c = zu einem Spondylium ausgezogene, riesige Zahnplatte der Ventralen, auf das Medianseptum m gestützt, c_1 = Zahnstütze der Dorsalen, m_1 = Medianseptum der Dorsalen. Ober ilur Englands. (Nach *Davidson*.)

Eine sehr merkwürdige, ohne Analogie dastehende Spezialisation haben die Schalen der permischen Gattungen Oldhamina und Lyttonia erfahren. Die beiden Klappen sind bei Oldhamina nur in äußerst geringem Grade aufklappbar; der Wirbel der Ventralklappe trägt unregelmäßige Wucherungen, mit denen das Tier festgewachsen gewesen sein dürfte. Bei der naheverwandten Gattung Lyttonia konnten die beiden Klappen überhaupt nicht mehr geöffnet werden. Die Nahrungszufuhr und Abfuhr der Exkremente sowie die Aufnahme von Atemwasser mußten daher auf andere Weise erfolgen, und dies geschah durch die weitgehende Zerschlitzung der flachen Dorsalschale; von den Seitenrändern ziehen gegen die Mittellinie zahlreiche breite Schlitze, und auch in der Mittellinie ist (Fig. 375) ein medianer Schlitz vorhanden, der fast die halbe Schalenlänge erreicht. Durch dieses Gitter konnte das Tier mit der Außenwelt in Verbindung treten.

Die im Oberkarbon von Texas (in 20 Exemplaren auf den Schalenfragmenten eines großen Nautilus) entdeckte Gattung Poikilosakos mit nur zwei Paaren von Lateralschlitzen in der Dorsalklappe (gegen 10—25 bei Lyttonia) zeigt uns den Weg, auf dem diese eigenartige Anpassung entstand. Die Ventralklappe von Poikilosakos ist mit ihrer ganzen Fläche aufgewachsen; die Muskeln sind asymmetrisch entwickelt;

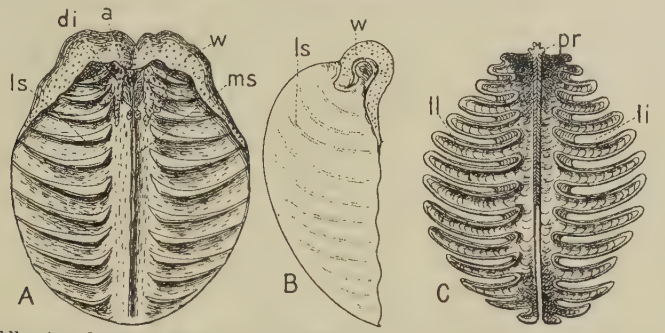


Fig. 375. Oldhamina decipiens Waag. Perm Ostindiens. (Nach *Nötling*.) A Ventralklappe von innen, B von außen, C Dorsalklappe von innen. *a* = Adductores, *di* = Divaricatores, *li* = Lateralinzisionen, *ll* = Lateallappen der Dorsalen, *ls* = Lateralsepten, auch auf der Externseite der Ventralen merkbar, *ms* = Medianseptum, *pr* = Schloßfortsatz, *w* = von Schalenwucherungen bedeckter Wirbel.

während der rechtsseitige Schließmuskel (*ad. d.* in Fig. 376 B) sehr kräftig entwickelt ist, wie seine Insertionsstelle zeigt, ist der linksseitige (*ad. s.*) rudimentär. Dagegen ist überhaupt nur vom linksseitigen Klaffmuskel (*div. s.*) die Insertionsstelle zu sehen, während von einem rechtsseitigen Klaffmuskel keine Insertionsspur wahrzunehmen ist und derselbe somit gefehlt zu haben scheint (Fig. 376 A, B).

5. Armgerüst. Die Arme der Brachiopoden sind spiralig eingerollt; diese Apparate, die zur Heranstrudelung der Nahrung mit Hilfe

Fig. 376 A

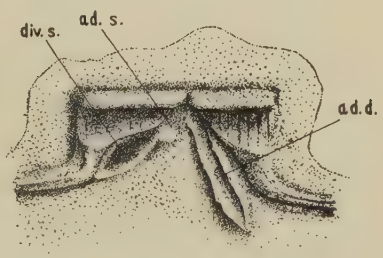


Fig. 376 B.

Fig. 376. A: Ventralklappe von Poikilosakos petaloides Watson, aus dem Oberkarbon (Upper Coal Measures) von Graham, Young Co., Texas. — Vergr. 2mal. B: Schematische Darstellung der Schloßregion derselben Klappe. *ad. d.* = Insertionsstelle des rechten, *ad. s.* = die des linken Schließmuskels, *div. s.* = die des linken Klaffmuskels — Vergr. 4mal. (Nach *D. M. R. Watson*, 1917.)

der auf ihnen sitzenden Wimperreihen sowie zur Aufnahme des Atemwassers dienen und somit zu den wichtigsten Organen des Tieres gehören, werden bei den verschiedenen Brachiopodenstämmen durch sehr verschieden spezialisierte kalkige Armgerüste (Brachidia) gestützt. Die Arme entspringen in der Schloßgegend der Dorsalklappe, wo sich in den einfachsten Fällen ein Hakenpaar (Crura) als Ansatzstellen und Basalstützen der Arme befindet; diese Befestigungsart ist z. B. bei der

Gattung Rhynchonella noch heute erhalten (ancistropegmater Typus).

Wenn die divergierenden Enden der Crura durch eine bis zwei Querbrücken (Juga) verbunden werden, so entsteht der für die Terebratulacea bezeichnende Typus des Schleifengerüstes (ancylopegmater Typus), wie er uns bei der Gattung Magellanea (Fig. 372) entgegentritt; wenn sich dagegen die Gerüste in Spiralform bis zu den Enden der Arme als innere Stützen derselben fortsetzen, kommt es zur Bildung von bettfederartig gewundenen Spiralen mit zahlreichen Umgängen, wie bei den Spiriferaceae (helicopegmater Typus, Fig. 379).

Die Formunterschiede des Armgerüstes sind meist als eines der wichtigsten Merkmale zur Trennung der kleineren und größeren Gruppen unter den Brachiopoden betrachtet worden.

Die Größenzunahme der Arme und Armgerüste hat in einzelnen Fällen zu auffallenden Formverschiebungen der Schale geführt. Dabei entsteht eine in der Mittellinie tief einspringende Bucht, während die Außenecken der Schalenränder stark verwachsen und förmliche Flügel bilden. Diese Flügel rücken dann im weiteren Verlaufe der Spezialisation wieder gegen die Mittellinie zusammen und schließen die tief in der Mittellinie einspringende Bucht zu einem kreisrunden Loch ab, wie dies Pygope diphya aus dem obersten Jura der Alpen zeigt, die auf Ahnen mit noch offener Mittelbucht zurückgeht (Fig. 377).

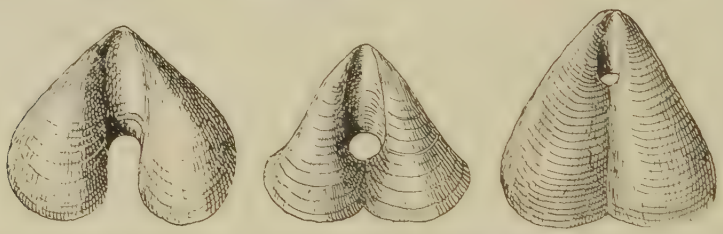


Fig. 377. Drei verschiedene Formen der Pygope diphya Col. aus dem oberen Jura der Alpen; links die Ausgangsform, rechts die Endform der Entwicklungsreihe.

6. Stielöffnung und Stielverschlußplatten. Viel wichtiger für die Beurteilung der stammesgeschichtlichen Gruppierung der Brachiopoden und somit ihrer Systematik ist das Verhalten des Stieles.

Das ursprünglichste Verhalten scheint bei den heute noch lebenden Obolacea vorzuliegen, bei denen der Stiel ebenso wie bei altkambrischen Formen zwischen beiden Klappen austritt und sich nur unbedeutend der Ventralklappe genähert zeigt. Aus diesem Typus ist die nächsthöhere Spezialisationsstufe abzuleiten, bei der sich zwar die Stielaustrittsstelle noch zwischen beiden Klappen befindet, der größere Abschnitt des Stielloches aber bereits im Bereiche der Ventralklappe liegt (Ordnung Atremata der schloßlosen Ecardines). Daran schließt sich die bei der Ordnung Neotremata der Ecardines ausgebildete Entwicklungsstufe, auf der die Stielöffnung bereits ausschließlich in der Ventralklappe gelegen ist.

Die in der Ventralklappe gelegene schlitzartige Stielöffnung wird das Delthyrium genannt. Es liegt in einem dreieckig umgrenzten Felde, dessen Spitze durch den Wirbel der Schale und dessen Basis durch den Schloßrand gebildet wird; bei den schloßtragenden Brachiopoden nennt man dieses Feld Area, bei den schloßlosen Pseudoarea.

Das ursprünglich offene Delthyrium wird im weiteren Verlaufe der Spezialisation der Stielregion entweder zum Teile oder vollständig

durch eine Kalkplatte (Deltidium) verschlossen, so daß nur mehr die Austrittsstelle für den Stiel selbst, das Foramen, offen bleibt.

Kommt es im weiteren Verlaufe der Spezialisation zu einer Reduktion und schließlich zu gänzlichem Verluste des Stieles, so wird auch das Foramen völlig verschlossen, wie dies bei der Spiriferidengattung Uncites aus dem mittleren Devon der Fall ist. Das Deltidium ist, wie seine Struktur zeigt, entweder durch Ausscheidungen des Mantels oder des Stieles zustande gekommen. Wenn der Verschluß des Delthyriums durch zwei von den Seitenrändern her gegen die Mitte wachsenden und in der Mittellinie zusammenstoßenden Platten erfolgt, so spricht man von einem Deltarium. Das Deltarium kann entweder aus zwei freibleibenden oder, bei höherer Spezialisation, verschmolzenen Platten bestehen (im letzteren Falle = Syndeltarium); eine von der Stielöffnung aus sich in das Schaleninnere fortsetzende Kalkröhre um den Stiel wird als Syrinx unterschieden (bei Stringocephalus Burtini, einem Leitfossil des oberen Mitteldevons).

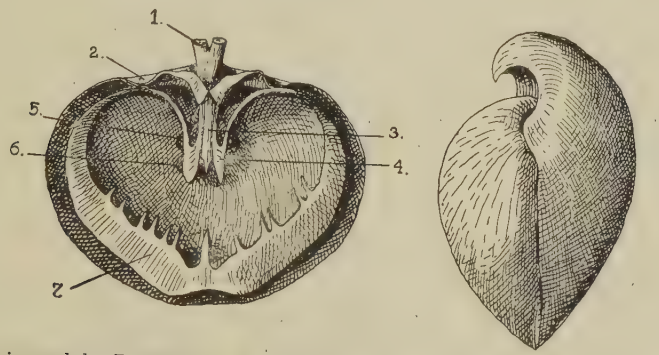


Fig. 378. Stringocephalus Burtini Defr., ein Leitfossil aus dem Mitteldevon der Eifel. Links: Dorsalklappe von innen, rechts: Seitenansicht, in $^2/_3$ nat. Gr. (Mit Benützung der Abbildungen von *Davidson* und *E. Suess*.) 1. = Schloßzahnfortsatz, gegabelt, 2. = Zahngrube, 3. = Mittelseptum, 4. = Schenkel des Armgerüstes, 5. = Eindruck des hinteren Schließmuskels, 6. = dgl. des vorderen, 7. = Schleife des Armgerüstes.

7. Schloßbildungen. Die Brachiopoden besitzen entweder überhaupt keine dem Schloßapparat der Bivalven in physiologischer Hinsicht vergleichbaren Bildungen, oder es findet sich ein derartiger, auch bei den Brachiopoden als Schloß bezeichneter Apparat an den Hinterrändern beider Schalen ausgebildet, der, dem Grundzuge des Baues der Brachiopoden entsprechend, strenge Symmetrie zeigt. Die schloßlosen Brachiopoden (Ecardines) sind von den schloßtragenden (Testicardines) scharf geschieden; die Testicardines scheinen nach den bisherigen Forschungen nicht aus den Ecardines hervorgegangen zu sein, sondern einen von allen Anfange an selbständigen Zweig der Brachiopoden zu bilden, der sich sehr frühzeitig vom Stamme der Ecardines getrennt hat.

Das Schloß besteht in der Regel aus zwei Zähnen der Ventralklappe und zwei entsprechenden Zahngruben der Dorsalklappe. Diese Vorsprünge und Gruben werden in ihrer Verschlußwirkung dann und wann durch Kalkblätter oder Septen verstärkt, die meist parallel zur Mittellinie verlaufen. Auch ein Mittelblatt (Medianseptum) tritt zuweilen auf (Fig. 378, 3).

Bei Brachiopodentypen mit stark gewölbten Schalen oder großer Area findet in der Regel eine Vereinigung der beiden Schloßzähne der

Ventralklappe zu einer dreieckigen, mit der Spitze nach vorn gekehrten Querplatte (Spondylium) statt, die zur Anheftung von Muskeln dient. Ähnliche Apparate sind auch bei den schloßlosen Ecardines zur Entstehung gelangt.

Von der Dorsalklappe entspringt in der Mittellinie eine Platte, der Schloßfortsatz, der zum Ansatze der Divaricatoren (s. oben) dient; er ist besonders bei den stark gewölbten Formen kräftig entwickelt (Fig. 372, 9).

III. Systematik. Schon früher (S. 251) wurde darauf verwiesen, daß die Testicardines (oder die schloßtragenden Brachiopoden) von den schloßlosen Ecardines von Anfang an getrennt gewesen zu sein scheinen und daß zwischen diesen beiden Gruppen keine direkten genetischen Zusammenhänge bestehen dürften.

Die Ecardines zerfallen wieder in zwei Ordnungen, die Atremata und Neotremata. Die Atremata (Kambrium bis Gegenwart, Blütezeit im Kambrium) sind dadurch gekennzeichnet, daß der Stiel zwischen beiden Klappen der meist kalkigen (oder chitinösen) Schale austritt, während bei den Neotremata die Stielöffnung ganz im Bereiche der ventralen Klappe liegt. Auch die Neotremata (mit vorwiegend kalkiger Schale) haben ihre Blütezeit im älteren Paläozoikum (Kambrium und Silur), leben aber noch heute fort. Beispiele für Atremata sind die Gattungen Obolus und Lingula, für die Neotremata Discina und Crania.

Die Testicardines werden gleichfalls in zwei Gruppen geteilt, die Protremata und die Telotremata. Weitaus die Mehrzahl der fossilen Brachiopoden gehört den Testicardines an.

Die Merkmale der Protremata bestehen in folgendem: Der Stiel tritt durch ein Delthyrium (vgl. S. 250) der Ventralschale aus, das entweder offenbleibt oder durch ein Deltidium (vgl. S. 251) verschlossen wird; es kommen sowohl gestielte, freie, als auch mit dem Wirbel der Ventralklappe festgewachsene Formen vor. Kalkige Armgerüste fehlen bis auf wenige Ausnahmen (Orthiden und Pentameraceen).

Zu dieser Ordnung gehören die Strophomenacea und die Pentameracea als Unterordnungen. Zu den ersteren zählen z. B. die Gattungen Orthis (Silur) der vom Unterkambrium bis zum Perm bekannten Orthiden und Meekella (Fig. 217), vom Karbon bis Perm, aus der Familie der Strophomeniden, die Gattung Productus (Fig. 373A—C), die die größten bekannten Brachiopodenarten mit 30 cm Breite umfaßt, im Karbon und Perm „leitend" auftritt und der typische Vertreter der Productiden ist; ihr schließt sich die Gattung Richthofenia (Fig. 218) aus dem Perm an (Fam. Richthofeniidae) und der einzige bis heute lebende Ast der Strophomenacea, die Thecidiiden (seit der Trias), zu denen die merkwürdigen Gattungen Oldhamina (Fig. 375) und Lyttonia aus dem Perm gehören.

Die Pentameracea umfassen mehrere ausgestorbene Familien, deren Vertreter vom unteren Kambrium bis zum Perm bekannt sind; ihre Blütezeit fällt in die Silurformation. Eine Pentameraceengattung, die zugleich der Familie Pentameridae ihren Namen verschafft hat, ist Pentamerus (Obersilur) (Fig. 374).

Die zweite Ordnung der Testicardines ist die der Telotremata. Bei diesen wird das Delthyrium nicht durch ein Deltidium, sondern durch ein Deltarium oder Syndeltarium (vgl. S. 251) verschlossen; die Arme sind durch Crura, Spiralen oder Schleifen gestützt. Die Telo-

tremata unfassen drei Unterordnungen: Rhynchonellacea, Spiriferacea und Terebratulacea, von denen die erste und dritte noch am Leben sind, während die zweite vom Untersilur bis zum Lias verbreitet war. Sie spielen eine große Rolle als Leitfossilien.

Die Armgerüste der meist faserschaligen, einförmigen Rhynchonellacea — ihr wichtigster Vertreter ist die Gattung Rhynchonella (Fig. 381) — bestehen aus Cruren (vgl. S. 249), die der vielgestaltigen Spiriferacea mit der Hauptgattung Spirifer (Fig. 379), aus dem Obersilur bis Perm, aus Spiralkegeln; bei den Terebratulacea besteht das Armgerüst dagegen aus einer Schleife (vgl. S. 250). Bei den Terebratulacea sind die Schalen fast immer punktiert und häufig mit zwei stärkeren Radialfalten versehen, die gegen den Schalenrand laufen, so daß bei solchen Formen ein „Sinus" entsteht. Bei anderen Formen sind zahlreiche Radialfalten oder noch zahlreichere Rippen vorhanden. Konvergenzerscheinungen führen zur Ausbildung auffallend ähnlicher Schalenformen bei verschiedenem Innenbau; so ist Terebratula subsella (Fig. 380 B) sehr ähnlich der Spiriferaceenart Athyris subtilita (Fig. 380 A), ebenso wie die Terebratulaceenart Trigonella Fleuriausa (Fig. 380 D) eine überraschende Ähnlichkeit mit der Spiriferaceenart Plicigera trigonella (Fig. 380 C) besitzt, was bei oberflächlichen Vergleichen leicht zu Verwechslungen führen kann.

Fig. 379. Spirifer striatus, aus dem Karbonkalk Englands. — ½ nat. Gr. (Nach *Davidson*.)

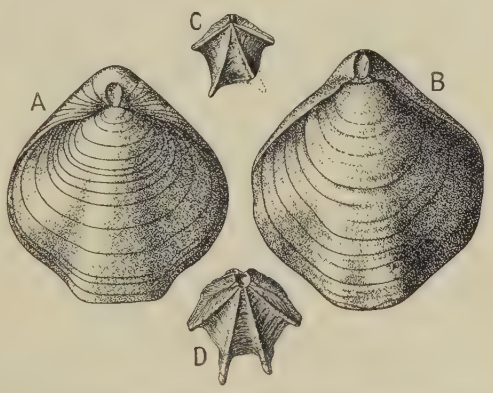


Fig. 380. Konvergente Schalenformen von Brachiopoden aus verschiedenen Stämmen. A, C Spiriferaceen, B, D Terebratulaceen. (Nach *J. F. Pompeckj*.)
A Athyris subtilita Hall, Oberkarbon Nordamerikas. — B Terebratula subsella Leym., Oberjura, Boulogne. — C Plicigera trigonella Schloth., Mitteltrias Oberitaliens. — D Trigonella Fleuriausa d'Orb, Oberjura Hannovers.

Die vom Unterdevon bis zur Gegenwart verbreiteten Terebratuliden sind eine sehr artenreiche Gruppe, und zwar umfaßt namentlich die Gattung Terebratula eine Unzahl verschiedener „Arten", von denen allerdings sehr viele nur auf Formverschiedenheiten begründet sind, die sich bei Untersuchung eines größeren Materials zweifellos als Varietäten vielgestaltiger Arten herausstellen dürften. Immerhin bleibt aber auch dann noch die Menge der fossilen Arten groß genug. In die Verwandtschaft von Terebratula gehört die auffallend gestaltete Gattung Pygope aus dem oberen Jura (Fig. 377), deren Mittelbucht durch das extreme Wachstum der Außenecken der Schale verschlossen und zu einem kreisrunden Loch wird, das weit gegen den Schalenanfang zurückgerückt erscheint.

Während bei den Terebratuliden das Armgerüst kurz ist und in keinem Zusammenhang mit dem kurzen Medianseptum der Dorsalklappe steht, ist bei den Terebratelliden (= Waldheimiidae, Trias bis Gegenwart) das Armgerüst mit langen, aufsteigenden Ästen versehen,

die entweder nur in der Jugend oder zeitlebens an dem Medianseptum der Dorsalklappe befestigt sind.

Eine vereinzelte Stellung innerhalb der Terebratulacea nimmt die Gattung Stringocephalus (Fig. 378) ein, die im „Stringocephalenkalk" des oberen Mitteldevons Deutschlands häufig ist. Die Schalen besitzen eine kugelig aufgeblähte Form, werden bis 8 cm lang und fallen durch den spitzen, stark gekrümmten Schnabel auf. Das große dreieckige Delthyrium wird durch Platten verschlossen, die ein Syndeltarium (vgl. S. 251) bilden; das für den Stiel freibleibende Loch ist sehr klein und setzt sich in einer Kalkröhre (Syrinx, S. 251) in das Schaleninnere fort. Das Armgerüst bildet eine zum Schalenrande parallel verlaufende Schleife, von der aus radiale Stacheln nach innen vorspringen (Fig. 378, 7).

IV. Geologische Verbreitung, Blüte und Niedergang des Brachiopodenstammes. Die Brachiopoden gehören zu den ältesten bisher bekannten Fossilresten; aus marinen Ablagerungen des unteren Kambrium sind die ersten Arten bekannt, die sich sowohl auf Ecardines als Testicardines verteilen, und zwar gehören der ersteren Gruppe 15, der zweiten 5 unterkambrische Gattungen an. Die Gesamtzahl der aus dem Kambrium bisher bekannten Brachiopodengattungen beträgt 43.

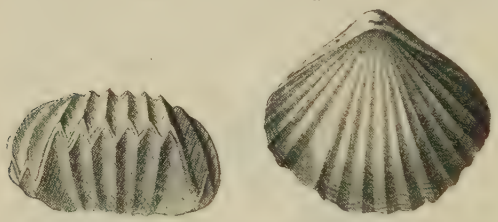


Fig. 381. Rhynchonella lacunosa Schloth., aus den weißen Riffkalken des oberen Jura (Weißjura) Süddeutschlands. Nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

Während im Kambrium die Ecardines vorherrschen, nehmen im Untersilur die Testicardines an Häufigkeit zu und erreichen in dieser Zeit den Höhepunkt ihrer Entwicklung. Die Ecardines erscheinen bedeutend reduziert und erhalten sich von da ab bis zur Gegenwart auf ungefähr derselben Stufe der Entwicklung. Im Obersilur ist bereits eine Abnahme der Blüte der Testicardines zu beobachten, die im Devon weiter fortschreitet, obwohl einzelne Stämme (Spiriferacea, Strophomenacea) erst jetzt ihre Blüte erreichen; die Productiden erfahren ihre Hauptentfaltung sogar erst in der Karbonformation.

Bei Beginn der Triasformation verschiebt sich die Zusammensetzung der Brachiopodenfaunen derart, daß von da ab die Stämme der Terebratulacea und Rhynchonellacea die Führung übernehmen und die anderen Stämme entweder an Bedeutung zurücktreten oder gänzlich erlöschen. Das gleiche Kräfteverhältnis dauert auch während des Jura und der Kreide an; im Tertiär sind die Brachiopoden überall im entschiedenen Niedergange, und in der Gegenwart sind es nur noch die Terebratulacea, die durch eine größere Zahl von Arten (112) vertreten sind; im ganzen sind heute noch ungefähr 160 Arten am Leben, die sich auf 33 Gattungen verteilen, während bis jetzt etwa 6000 fossile Arten bekannt sind, die ungefähr 350 verschiedenen Gattungen (oder Untergattungen) angehören.

Die Erscheinung der Blütezeit der Brachiopoden im Untersilur und ihr seitheriger konstanter Rückgang dürfte mit dem Umstande in Verbindung zu bringen sein, daß die Brachiopoden nur ein eng begrenztes Lebensgebiet besaßen und besitzen und niemals erfolgreich andere Lebensräume zu erobern vermochten. Das Hauptlebensgebiet der Brachio-

poden sind seit jeher die Kalkschlammböden und feinen Sandgründe des seichteren Wassers im Bereiche der Kontinentalstufe; von hier aus haben sie zwar zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte Auswanderergruppen in andere Lebensregionen des Meeres geschickt, ohne daß sie sich in diesen dauernd behaupten konnten. Die eigentliche Brandungszone haben sie meistens gemieden, und nur in wenigen Fällen, wie z. B. in den groben Quarzsanden des Miozäns des außeralpinen Wiener Beckens mit Terebratula Hoernesi, treten sie in ausgesprochenen Strandbildungen auf. Auch in rein tonigen Ablagerungen sind sie selten anzutreffen, obwohl man auch in solchen, wie z. B. im deutschen Lias und in den miozänen Pleurotomentonen (Badener Tegel) des Wiener Beckens, verstreute Schalen oder sogar Brachiopodennester aufgefunden hat. Vielleicht sind aber diese Vorkommen dadurch zu erklären, daß die Fundstelle der fossilen Reste zwar den Todesort, aber nicht den Wohnort der Tiere bezeichnet und daß sie durch sekundäre Einschwemmungen in diese Tongründe gelangt sind.

Die brachiopodenführenden Kalksteine sind häufig mit Millionen dicht nebeneinander liegender Schalen erfüllt. Solche fossilreiche Gesteine, die geradezu als Brachiopodenkalke bezeichnet zu werden pflegen, finden wir namentlich im Silur, Devon, Karbon und im alpinen Lias, wo in den Hierlatzkalken ungeheuere Mengen dieser Tierreste begraben liegen.

Stamm: Deuterostomia.

Unterstamm: Echinodermata.

I. Die Hauptgruppen der Echinodermen. (○ = lebend, ● = fossil.)

Klassen:	Unterklassen:	
I. Pelmatozoa	1. Crinoidea	○● (Mittelkambrium bis Gegenwart)
	2. Cystoidea	● (Mittelkambrium bis Karbon)
	3. Carpoidea	● (Mittelkambrium bis Unterdevon)
	4. Thecoidea	● (Mittelkambrium bis Unterkarbon)
II. Asterozoa	5. Asteroidea	○● (Oberkambrium bis Gegenwart)
	6. Ophiuroidea	○● (Obersilur bis Gegenwart)
	7. Auluroidea	● (Silur bis Devon)
III. Echinozoa	8. Echinoidea	○● (Untersilur bis Gegenwart)
	9. Holothuroidea	○● (Mittelkambrium bis Gegenwart).

II. Allgemeine Morphologie der Echinodermen.

1. Hautskelett. Die Ausbildung eines kalkigen (aus rhomboedrischem Kalkspat bestehenden) Außenskeletts ist für alle Echinodermen bezeichnend; nur bei den Seewalzen ist es zurückgebildet und fehlt bei der pelagischen Pelagothuria (Fig. 491) gänzlich.

Das Skelett entsteht im Bindegewebe unter der Epidermis, liegt aber dort, wo die Körperoberfläche starken mechanischen Reizen ausgesetzt ist (z. B. an der Oberfläche der Schlangensterne, Stacheln der Seeigel), frei. Es besteht aus einem regelmäßigen Gefüge feiner Kalkspatstrahlen, die sich zu einem netzartigen Sparrenwerk verbinden; bei den Holothurien besteht das rudimentäre Skelett aus mikroskopisch kleinen, isolierten Gebilden von Rad- oder Ankerform. Das aus mehr oder weniger zahlreichen Kalkspatstrahlen bestehende Skelett leistet der Zerstörung bei der Fossilisation erheblichen Widerstand, so daß wir sehr zahlreiche Skelette fossiler Echinodermen kennen, die uns in

die Geschichte der verschiedenen Stämme einen weitgehenden Einblick gestatten.

2. Körperform. Die Körperformen der Echinodermen sind vielgestaltig, doch halten sich die einzelnen Gruppen innerhalb bestimmter, durch die Lebensweise bedingter Grenzen.

Bei den Crinoideen und Cystoideen herrscht eine Körperform vor, die oberflächlich auf eine auf kürzerem oder längerem Stiel aufsitzende fünfstrahlige Blüte mit Kelch und Blütenblättern erinnert, eine Folge der festsitzenden Lebensweise. Diese Blütenform, die den Crinoideen den Namen „Seelilien" verschafft hat, bleibt auch bei den zu freischwimmenden Formen gewordenen Typen, wie Saccocoma aus dem Oberjura, Uintacrinus aus der Oberkreide und bei der noch lebenden Gattung Antedon erhalten; sie findet sich aber weiter auch bei den Seewalzen, unter denen wir in der Gegenwart einer medusenähnlich gestalteten, pelagischen und freischwimmenden bzw. planktonischen Type in der Gattung Pelagothuria begegnen, die schon im mittleren Kambrium Nordamerikas in der Gattung Eldonia ein Gegenstück besitzt.

Radialsymmetrischen Körperformen begegnen wir aber nicht nur bei den Crinoideen, sondern auch bei den Seeigeln, Seesternen, Schlangensternen und der erloschenen Klasse der Auluroidea.

Man hat den radiärsymmetrischen Bau dieser Gruppen von Echinodermen vielfach zu sehr überschätzt und dabei übersehen, daß von einer regelmäßigen Radialsymmetrie in keinem einzigen Falle die Rede sein kann, sondern nur von einer morphologischen Bilateralsymmetrie, die zwar im Falle vorgeschrittener Anpassung an die sessile Lebensweise zu funktionell radialsymmetrischen Gestalten führt, ohne daß jedoch die einzige wirkliche Symmetrieebene des Tieres verwischt oder unterdrückt würde. Selbst bei den hochgradig regelmäßig sternförmig gebaut erscheinenden Seelilien ist die Symmetrieebene des Körpers durch die Vertikalebene bestimmt, die durch den vorn gelegenen Mund und den hinten liegenden After sowie durch die Stielachse bezeichnet wird. Ebenso ist auch bei den am regelmäßigsten erscheinenden Seeigeln, wie z. B. bei Cidaris, diese bilaterale Symmetrieebene stets vorhanden (Fig. 382).

Bei den sich der regulären Radialsymmetrie am meisten nähernden, aber trotzdem bilateral orientierten regulären Seeigeln ist der Körper entweder kugelförmig (z. B. Palechinus, Unterkarbon) oder melonenförmig (z. B. Melonites), tiaraförmig (z. B. Tiarechinus) bis brotlaibförmig (z. B. Acrosalenia). Bei den Seesternen, Schlangensternen und den Auluroidea herrscht in der Körpergestalt die Form eines fünfzackigen Sternes vor, auf den sich auch spezialisierte Typen, wie Solaster, Brisinga und Astrophyton, zurückführen lassen. Die Sternzacken können frei oder mit dem übrigen Körper vereinigt sein, so daß derselbe als fünfeckige flache Platte erscheint (z. B. Culcita); dazwischen gibt es alle Formenübergänge (z. B. Loriolaster). Die regulären Seeigel, Seesterne und Schlangensterne sind durchaus benthonische Formen mit einziger Ausnahme der Medusenköpfe (Astrophyton), die sich auch schwimmend mit Hilfe ihrer reichverzweigten Arme fortbewegen können.

Durch Annahme einer im Bodenschlamm des Meeres grabenden Lebensweise ist die radiärsymmetrische Körperform der Seeigel bei den sogenannten irregulären Seeigeln wiederholt von einer bilateralsymmetrischen Körperform abgelöst worden. Ebenso sind auch die kriechenden und zum Teil grabenden Holothurien zweiseitig symmetrisch

geworden und haben eine mehr oder weniger zylindrische Körperform erhalten. Durch Reduktion des Körperstieles bei den Crinoideen ist es auch in diesem Stamme zur Vertauschung der radiärsymmetrischen

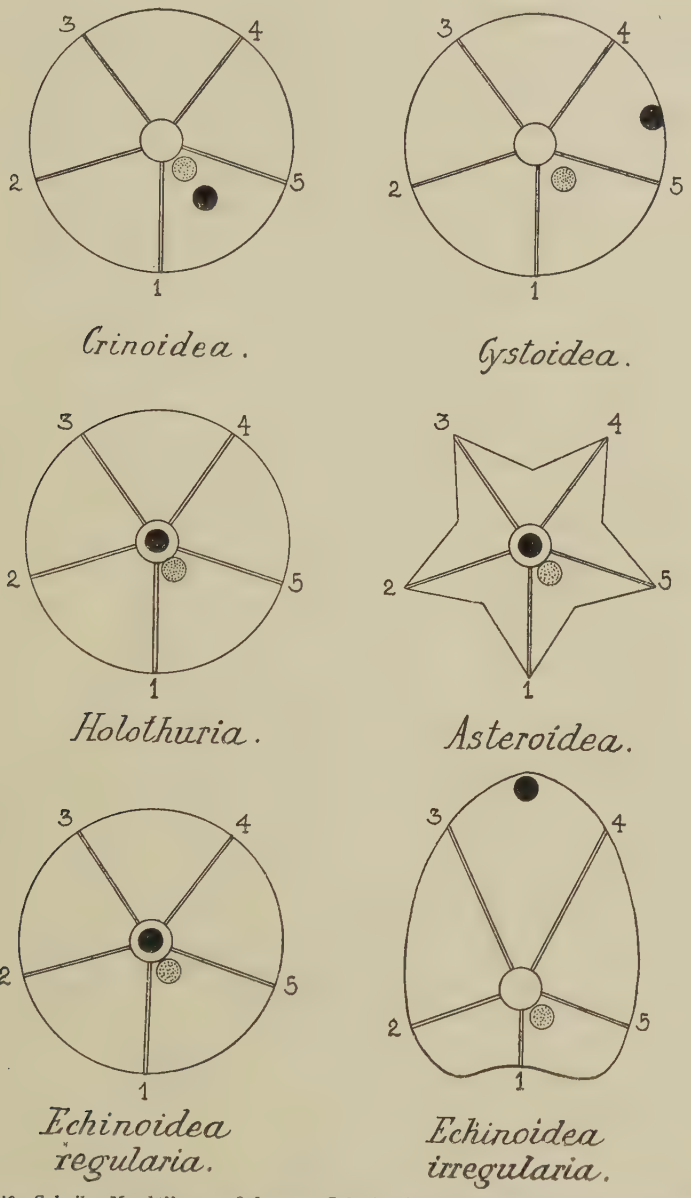


Fig. 382. *Weiße Scheibe:* Mundöffnung. *Schwarze Scheibe:* Afteröffnung. *Punktierte Scheibe:* Madreporenplatte (Hydroporus). 1—5: Die Ambulakralradien. — Die Madreporenplatte liegt in allen Fällen im Interradius 1—5, während die Lage des Afters wechselt. (Zählung der Radien nach *O. Jaekel.*) (Orig.).

Kronenform mit einer bilateralsymmetrischen gekommen (z. B. Synchirocrinus, Fig. 416). Hier ist die Erwerbung der bilateralen Symmetrie als eine Folge der Annahme einer Lebensweise auf Riffen anzusehen, wobei sich der Stiel auf den Boden legte und der Kelch samt den Armen

nicht mehr frei in die Höhe ragte. Auch unter den Cystoideen nähern sich einzelne Typen (z. B. Pleurocystites) einer bilateralsymmetrischen Körperform; auch hier ist die Formänderung als eine Folge der benthonischen Lebensweise anzusehen.

Die Holothurien sind infolge der Annahme der kriechenden Bewegungsart bilateralsymmetrisch geworden. Die Grundform ist walzenartig.

Sehr eigentümliche Abweichungen von der Radial- oder Bilateralsymmetrie treten bei den fossilen Gruppen der Thecoidea und Carpoidea auf; eine ganz verzerrte Gestalt besitzt z. B. Cothurnocystis (Fig. 446, 447). Durch das Liegen des Körpers auf dem Meeresboden kam es in einzelnen Fällen bei den Echinodermen zur Ausbildung einer Körpergestalt, die in auffallender Weise an die gewisser Panzerfische des Devons (Drepanaspis) erinnert, wie dies z. B. bei Mitrocystella und Mitrocystites besonders klar in Erscheinung tritt (Fig. 441—445).

Unter den sonst sehr regelmäßig fünfstrahligen Seesternen finden sich einige Gattungen und Arten mit abweichenden Symmetrieverhältnissen. So besitzt Asterias tenuispina Lamk. meistens 7, selten 6, 8 oder 5 Arme, Luidia ciliaris Phil. meist 6—8 (in der Regel 7) Arme usw.

3. Ambulakralsystem. Bei den fünfstrahlig oder pentamer gebauten Echinodermen wird diese sternförmige Orientierung durch das Ambulakralsystem bezeichnet, das mit der Nahrungsaufnahme ursprünglich in engster Beziehung steht und bei den freibeweglichen Formen mehr und mehr die Rolle eines Bewegungsapparates übernommen hat.

Den ursprünglichsten Zuständen des Ambulakralsystems begegnen wir bei den Pelmatozoen, den spezialisiertesten bei den Asterozoen und Echinozoen.

Vom zentral gelegenen Munde der Seelilien strahlen fünf bewimperte Furchen aus, die sich auf die Arme und deren Verzweigungen fortsetzen und in den feinsten Enden derselben, den Pinnulae, endigen. Zu beiden Seiten dieser Furchen stehen sehr zahlreiche Füßchen (ohne Saugscheiben an den freien Enden), welche durch Wimperbewegungen die Nahrung herbeistrudeln und der Mundöffnung zuführen. Außerdem dienen die Tentakel der Crinoideen auch dem Gasaustausch, haben aber, da es sich bei den Crinoideen mit sehr seltenen Ausnahmen (Uintacrinus, Saccocoma, Antedon im erwachsenen Zustand) um festgewachsene Typen handelt, keinerlei Funktion als Lokomotionsapparate.

Die Füßchen oder Tentakel, welche die vom Munde ausstrahlenden radiären Furchen begleiten, sind innen hohl. Diese Hohlräume münden in einen unterhalb jeder Furche verlaufenden Hauptkanal; die fünf Hauptkanäle führen in einen den Darmkanal rings umschließenden, in der unmittelbaren Nähe des Mundes liegenden ringförmigen Sammelkanal oder Ringkanal.

Im wesentlichen ist die Anlage dieses Gefäßsystems bei den Crinoideen, Asterozoen und Echinozoen gleich. Während aber z. B. bei den Seeigeln (Fig. 382) vom Ringkanal in der Mundgegend ein Kanal nach oben gegen den Scheitel des Gehäuses führt, um hier in einer siebartig durchbrochenen Platte (Madreporenplatte) mit dem Außenwasser in Verbindung zu treten, führen bei den Seelilien zahlreiche Kanäle vom Ringkanal in die Leibeshöhle; die Verbindung dieser Kanäle mit dem Außenwasser, deren Zahl fünf bis mehrere Hundert beträgt, wird durch feine Öffnungen in der Mundscheibe (Kelchporen) hergestellt.

Da bei den Seesternen die Wandungen des Kanals, der die Madreporenplatte mit dem Ringkanal verbindet, stark verkalkt sind, so bezeichnet man diesen Verbindungskanal als Steinkanal. Ein solcher fehlt somit den Crinoideen.

Durch die Poren der Madreporenplatte oder durch die Kelchporen wird das Außenwasser in das Gefäßsystem, das als das Ambulakralsystem bezeichnet wird, eingepumpt und dadurch eine Schwellung der Füßchen (Ambulakralfüße) zu beiden Seiten der Ambulakralfurche bewirkt. Bei den Seelilien dienen die saugscheibenlosen Ambulakralfüße als Strudelapparate (Tentakel), bei den Seesternen oder Seeigeln aber als Bewegungsapparate (Vektakel) und besitzen im letzteren Falle an den freien Enden kleine Saugscheiben.

Das Ambulakralsystem ist vom Blutgefäßsystem scharf zu unterscheiden; es hat ausschließlich Funktionen zu erfüllen, die bei den Seelilien zur Ernährung, bei den Seesternen und Seeigeln zur Fortbewegung dienen.

Die fünf Ambulakralfelder, die wir stets bei den Seeigeln antreffen, sind auch bei den Seewalzen (Fig. 383) noch vorhanden. Hier liegen drei Ambulakren auf der (physiologischen) Ventralseite und bilden das „Trivium", die beiden anderen das „Bivium" auf der (physiologischen) Dorsalseite; die des Triviums besitzen noch Bewegungsfüßchen (Vektakel), aber in jenen des dorsal gelegenen Biviums sind die Vektakel durch Tentakel ersetzt, d. h. sie weisen keine Saugscheiben auf. Bei der pelagischen Pelagothuria sind auch die Tentakel verloren gegangen.

4. Lage von Mund und After. Gehen wir von der Betrachtung eines regulären Seeigels (Fig. 462) aus und legen wir einen sagittalen Längsschnitt durch sein Gehäuse (Corona), so liegt der Mund im Mittelpunkte der Unterseite und dem Scheitel, in dem die fünf Ambulakralfelder im Mittelpunkte der Oberseite zusammenlaufen, gegenüber. Nicht genau, aber beinahe im Mittelpunkte des Scheitels liegt der After, dem Munde ungefähr gegenüber und fast in der Mittelachse des Körpers; das Mundfeld (Peristom) und das Afterfeld (Periproct) sind also in diesem Falle opponiert.

Dieser Zustand ist für die Seeigel keineswegs als der primäre anzusehen. Wie die ältesten Seeigel (z. B. Palaeodiscus aus dem Obersilur Englands) beweisen, liegen sowohl der After wie die Madreporenplatte ursprünglich interradial und nicht im Scheitel der Corona. Sehr wichtig ist die Lage des Afters bei diesen alten Formen: er liegt zusammen mit der Madreporenplatte im Felde zwischen dem 1. und 5. Radius; dann rückt er im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Seeigel (bei den „regulären" Typen) gegen den Scheitel; endlich (bei den „irregulären" Typen) trennt er sich von der Madreporenplatte, die an ihrem Platz zwischen dem 1. und 5. Radius stehenbleibt, und wandert in das Interradialfeld zwischen dem 3. und 4. Radius aus. Die Verschiebung des Afters aus dem Scheitel nach hinten, stets der Symmetrieebene folgend, läßt sich schrittweise an den einzelnen Gattungen beobachten, welche von den regulären Seeigeln zu den irregulären hinüberleiten. Der After rückt allmählich gegen den Schalenrand, wendet sich aber im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte auf die Unterseite und bleibt dann in der Nähe des hinteren Körperendes stehen (Fig. 487).

Hingegen liegt zwar bei den Seesternen der Mund in der Mitte der Unterseite des Körpers, aber der After in der Mittelachse, also im Scheitelmittelpunkt der Oberseite. Der After ist jedoch hier rudi-

mentär; er ist zwar noch deutlich erkennbar, aber der Darm führt nicht mehr durch ihn nach außen, sondern endet blind. Die Nahrungsaufnahme und die Verdauung erfolgt nämlich bei den Seesternen derart, daß bei den Arten, die größere Beutetiere verzehren, der Magen aus der Mundöffnung über das festgehaltene Opfer herausgestülpt und dieses durch die Magensäfte getötet wird; die verdaulichen Weichteile der Beute werden von den Magenwänden aufgesogen. Die Verdauung erfolgt also in diesem Falle außerhalb des Körpers[1]). Kleinere Beutetiere werden im Innern des Körpers verdaut und unverdauliche Hartteile wieder durch den Mund aus dem Körper ausgestoßen. Ebenso vollzieht sich der Vorgang der Nahrungsaufnahme und der Verdauung auch bei den Schlangensternen. In beiden Fällen liegt eine hochgradige Spezialisation vor, die den Gedanken einer Ableitung der Seeigel von den Seesternen vollständig ausschließt.

Bei den Holothurien liegt der Mund am Vorderende, der After am Hinterende des Körpers (Fig. 383, 4).

Bei den Crinoideen liegt der Mund in der Regel im Mittelpunkt der Kelchdecke und ist somit in normaler Stellung des Tieres nach oben gerichtet.

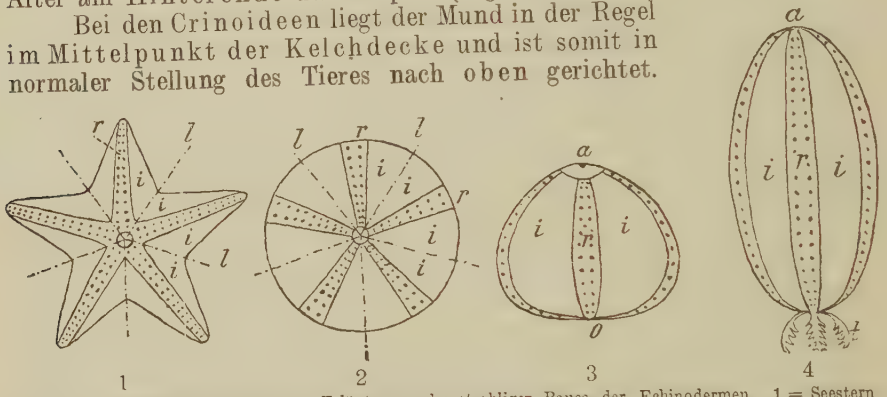


Fig. 383. Schematische Figuren zur Erläuterung des strahligen Baues der Echinodermen. 1 = Seestern von unten, 2 = Seeigel ebenso, 3 = Seeigel von der Seite, 4 = Holothurie ebenso. a = aboraler, o = oraler Pol, r = Radius, i = Interradius; l = Linien, welche die Schnitte andeuten, durch welche die Tiere in Strahlen geteilt werden; t = Tentakel rings um die Mundöffnung. (Nach *J. E. V. Boas.*)

Auch die Afteröffnung ist nach oben gerichtet und liegt in der Nähe des Mundes; mitunter ist eine lange Afterröhre (Analtubus, Proboscis) ausgebildet. Selten (z. B. bei Uintacrinus und Actinometra) liegt der Mund exzentrisch und der After zentral. Der Darm ist in einer Spirale aufgerollt, die im Sinne des Uhrzeigers gedreht ist. Nur in wenigen Ausnahmefällen rückt der After sekundär aus dem Armkranz heraus und auf die Außenseite des Kelches herab, wie bei Gasterocoma und Hypocrinus (Familien Gasterocomidae und Hypocrinidae). Daß jedoch die Lage des Afters innerhalb des Armkranzes und in der Nähe des Mundes eine eigenartige Spezialisation der Crinoideen darstellt, die nicht als der primitive, für alle Echinodermenahnen geltende Ausgangszustand anzusehen ist, kann keinem Zweifel unterliegen (vgl. die späteren Ausführungen über die Ontogenie und Phylogenie der Echinodermen).

Bei den Cystoideen liegt der Mund zentral zwischen den Ambulakralfurchen und ist wie bei den Crinoideen von einem Armkranz umrahmt; die Afteröffnung liegt stets exzentrisch in der Außenwand des Kelches (Theka). Mund und After sind durch einen im selben

1) Astropecten aurantiacus L., der orangerote Kammseestern des Mittelmeeres, stülpt seinen Magen nicht aus, sondern nimmt die hauptsächlich aus Muscheln und Schnecken bestehende Nahrung durch den großen Mund auf, durch den die unverdauten Reste wieder ausgespien werden.

Sinne wie bei den Crinoideen gedrehten Darm verbunden; der After ist meist durch eine von Kalktäfelchen gebildete Pyramide (Klappenpyramide) verschlossen.

Bei den Thecoideen liegt der Mund zentral im Mittelpunkt der fünf Ambulakralreihen, während der After in einem Zwischenfeld (zwischen zwei Ambulakralreihen, d. i. in einem „Interradius") liegt.

Sehr eigentümlich liegen die Verhältnisse bei den Carpoideen. Bei den ältesten und primitivsten Formen, wie Trochocystites, ist noch der Mund vom After getrennt, und beide Öffnungen liegen nahe beisammen am Vorderende des abgeflachten, an die benthonische Lebensweise angepaßten Körpers. Bei den höchstspezialisierten Angehörigen der Carpoidea (Cothurnocystis) ist der (primäre) Mund gänzlich verloren gegangen und nur eine vordere Darmöffnung, und zwar die Afteröffnung, vorhanden, die an einer Seitenkante (bei Ceratocystis) oder zwischen zwei starren Hörnern am Vorderrand (bei Cothurnocystis) liegt. Auch bei den Mitrata (z. B. Mitrocystella) ist scheinbar eine Darmöffnung (am Vorderende der Theka) vorhanden gewesen. Nach den Untersuchungen von F. A. Bather ist es jedoch wahrscheinlich, daß die Reihe kleiner ovaler Öffnungen am linken Seitenrande der Theka und auf der physiologischen Dorsalseite des Tieres eine Reihe von sekundären Mundöffnungen darstellt (Fig. 447, S. 294), die eine mikrophage Nahrungsweise anzeigen. Die Theka scheint nach Bather ähnlich wie ein Blasebalg bewegt worden zu sein; das Tier war vielleicht mit seinem Stielende an flottierenden Tangen am Meeresboden befestigt.

Nach der Ausbildung des Mundes und Afters lassen sich daher unter den Echinodermen folgende Gruppen unterscheiden:

A. Mund und After vorhanden: Crinoidea, Cystoidea, Echinoidea, Holothuroidea; die primitiven Carpoidea, die primitiven Asteroidea, vielleicht auch die Auluroidea.

B. Mund vorhanden, After rudimentär: die spezialisierten Asteroidea, Ophiuroidea.

C. After vorhanden, sekundäre Mundöffnungen: spezialisierte Carpoidea.

Die verschiedene Lage von Mund und After bei den verschiedenen Stämmen der Echinodermen ist dadurch bedingt, daß sich die Anpassungen an die Lebensweise bei den verschiedenen Gruppen der Echinodermen in sehr divergenten Bahnen vollzogen haben. Daß ursprünglich der Mund am Vorderende des Körpers und der After am Hinterende stand, wird kaum einem ernsten Zweifel begegnen können; die verschiedene Orientierung dieser beiden Leibesöffnungen ist durch die differente Art des Anwachsens bei sessilen Formen oder die verschiedene Art des Liegens auf dem Boden bei den kriechenden benthonischen Formen bedingt.

Es ist klar, daß bei den Echinodermen scharf zwischen der morphologischen und der physiologischen Orientierung des Körpers zu unterscheiden ist. Bei den Holothurien liegen der Mund und der Mittelpunkt des Ambulakralsternes morphologisch und physiologisch am Vorderende des Körpers; bei den Seeigeln haben wir zwischen dem morphologischen Vorderende des Körpers und dessen physiologischem Vorderende zu unterscheiden. Der Mund als Mittelpunkt des von ihm ausstrahlenden Ambulakralsternes liegt hier auf der Unterseite des Körpers, aber nicht am physiologischen Vorderende der kriechend sich fortbewegenden Tiere. Das morphologische Vorderende des See-

igels liegt dem Boden auf, das morphologische Hinterende liegt im Scheitel der Corona, in der die Enden der Ambulakralstrahlen ebenso sternförmig wieder zusammenlaufen, wie sie sternförmig vom Munde ausstrahlen. Eine analoge Orientierung des Körpers finden wir bei der Gruppe der Asterozoa, also bei den Asteroidea, Ophiuroidea und Auluroidea.

Bei den Crinoideen sieht der Mund bei den gestielten, mit dem Stielende dem Boden oder anderen festen Objekten angewachsenen Formen stets nach oben, das morphologische Vorderende des Körpers ist daher nach aufwärts gerichtet. Ebenso ist auch bei den Cystoideen das morphologische Vorderende des Körpers orientiert. Von einem physiologischen Vorderende kann bei diesen sessilen Formen nicht gesprochen werden. Das gleiche hat auch für die ohne Vermittlung eines Stieles unmittelbar mit der Wand der Theka dem Boden aufgewachsenen Formen aus der Gruppe der Thecoidea zu gelten.

Hingegen liegen bei der sehr eigentümlich spezialisierten Gruppe der Carpoidea ganz andere Verhältnisse vor.

Die Carpoidea sind zwar Typen, die zweifellos eine benthonische Lebensweise geführt haben müssen, wie aus der starken Abplattung ihres Körpers und der auffallenden Konvergenz mit gewissen devonischen Panzerfischen (Drepanaspis) hervorgeht, aber der Stiel ist noch vorhanden. Da wir eine Ober- und Unterseite unterscheiden können, so ergibt sich weiter eine physiologische Orientierung des Körpers der Carpoidea nach links und rechts, vorn und hinten; der Mund liegt also hier nicht nur am morphologischen, sondern auch am physiologischen Vorderende des Körpers (bei Trochocystites, S. 292).

Der ursprünglich am Hinterende des Körpers liegende After liegt bei den Holothurien (Fig. 383) auch am physiologischen Hinterende desselben, nimmt aber sonst eine ganz eigentümliche Lage ein, die durch die eigenartige Art der Anwachsung des Körpers bedingt ist. Bei den Crinoideen ist er so weit in die Nähe der Mundöffnung verschoben, daß der Darm im Innern der Leibeshöhle eine Spirale beschreibt. Bei den irregulären Seeigeln liegt der After in der Nähe des physiologischen Hinterendes des Körpers, nicht aber am morphologischen (vgl. oben).

5. Orientierung und Homologie der fünf Ambulakralradien. Daß den fünf Radien bei allen fünfstrahligen Echinodermen ein einheitlicher Bauplan zugrunde liegt und diese daher untereinander homolog sind, wird ziemlich allgemein angenommen.

Wenn die Mundöffnung als der Mittelpunkt des von ihm ausstrahlenden Ambulakralkreises, also der fünf Ambulakralradien, betrachtet wird, so sehen wir, daß bei den Crinoideen der After in einem von zwei Radien begrenzten, interambulakralen Feld (Interradius) gelegen ist (Fig. 382). In demselben Interradius liegt die Madreporenplatte oder der Hydroporus. Wenn wir bei der Zählung der Radien von der Lage des Afters ganz absehen und mit der Zählung bei jenem Radius beginnen, der im Sinne der Drehung des Uhrzeigers auf den Interradius mit der Madreporenplatte folgt, so liegt somit die Madreporenplatte im Interradius I—V.

Diese Lage der Madreporenplatte in der Nähe des Scheitels und im Interradius I—V bleibt auch bei den Seesternen, Schlangensternen, Auluroideen, Echinoideen und Holothurien gleich. Wenn wir dagegen die Lage des Afters bei den verschiedenen Stämmen in ihren Beziehungen zum Mund und zum Madreporiten vergleichen, so ergibt sich, daß der After keineswegs dieselbe Lage einnimmt, sondern entweder zentral

liegt (bei den Holothurien, Asteroideen und den regulären Echinoideen), oder im Interradius I—V (bei den Crinoideen), oder im Interradius IV—V (bei den Cystoideen), oder im Interradius III—IV (bei den irregulären Echinoideen). Dies beweist, daß hier ganz verschiedene Wege der Stammesentwicklung vorliegen.

Während somit die Lagebeziehungen des Afters zu den Radien und Interradien durch sekundäre Verschiebungen des Afters entscheidend beeinflußt worden sind, bleibt die Lage des Mundes in seinen Beziehungen zum Mittelpunkt des Ambulakralsystems mit wenigen Abweichungen konstant. Ebenso verändert sich auch die Lage des Hydroporus oder der Madreporenplatte im Laufe der Stammesentwicklung der Echinodermen nur unbedeutend im Vergleiche zu den durchgreifenden Veränderungen in der Lage des Afters.

III. Die Stämme der Echinodermen.

Erste Klasse: Pelmatozoa.

Erste Unterklasse: Crinoidea.

I. Skelettbau. Die Skelettbildung der Crinoideen oder Seelilien beginnt im Laufe der Stammesgeschichte mit der Ausbildung zahlreicher kleiner und zarter Kalksternchen, wie sie noch heute auf der Oberseite der Seesterne zu beobachten sind. In der gespannten Fläche führen diese Sternfalten zur Bildung von Figuren, die an die bekannten Strahlenfalten in der Haut abkühlender Milch erinnern. Die Skelettbildung erfolgt in dem von der Epidermis überdeckten Bindegewebe, und zwar entstanden zuerst sehr zahlreiche irreguläre Kalktäfelchen, die erst später ein reguläres Gefüge erhielten. Die Herausbildung einer regelmäßigen Anordnung der Skelettplatten im Bindegewebe ist offenbar durch Druckspannungen bedingt, wobei sich die radial verlaufenden Strahlen zu stärkeren Leisten ausbildeten.

In ähnlicher Weise, wie es bei den Wirbeltieren der Fall ist, bei denen die Wirbelsäule in einzelne, gegeneinander verschiebbare und miteinander gelenkende Körper gegliedert erscheint, tritt auch bei den Crinoideen eine Gliederung des Stieles in mehr oder weniger zylindrische Körper, die Stielglieder (Columnalia) ein. Die gleiche Erscheinung zeigt sich auch in den Armen, die in einzelne Armglieder oder Brachialia zerlegt werden.

Die Arme (Brachia), die bei der Nahrungsaufnahme insofern eine wichtige Rolle spielen, als ihnen die Aufgabe des Heranstrudelns der mikroorganischen Nahrung zu dem von ihnen umkränzten Munde zufällt, sind in den einfachsten Fällen ungeteilt, so daß sie als einfache Äste oder Rami den Armkranz bilden. Schon frühzeitig tritt jedoch im Laufe der Stammesgeschichte eine Gabelung der Arme ein, die dann immer weiter fortschreitet und zur Ausbildung reicher Verzweigungen führt. Der Hauptstamm des Armes wird als Ramus, die kleineren Verzweigungen als Ärmchen oder Ramuli unterschieden; von den kleinen und kleinsten Verzweigungen der Arme, also von den Ramuli, Ramiculi und Spiruli, sind die kleinen Seitenfiedern der Arme der Cladocrinoideen als Pinnulae zu unterscheiden. Die Pinnulae sind aus der Umformung von primären, lateralen Saumplättchen hervorgegangen, die in der Regel gleichlang sind und ungeteilt je einem der alternierenden Armglieder ansitzen. Da wir sowohl bei pinnulaetragenden Formen, wie Lenneocrinus aus dem Unterdevon von Elberfeld (Fig. 384), als auch bei Culmicrinus aus dem Unterkarbon Westdeutschlands sehr ähnliche Formen antreffen,

die sich jedoch bei genauerer Analyse als durchaus verschieden gebaute Typen erweisen, so liegen hier Fälle von Konvergenzerscheinungen vor.

Die Gabelung eines Armes erfolgt derart, daß zunächst ein Armglied zum Träger zweier schwächerer Äste wird und dabei eine dachreiterartige Abschrägung erfährt, so daß auf diesem Stück, das als Axillare bezeichnet wird, zwei Distichalia als die Grundglieder der Seitenäste auftreten. Die Gabelung kann unter Umständen so weit gehen, daß schließlich jedes Armglied zum Träger zweier Abzweigungen wird; während im Anfange der Spezialisierung die beiden abzweigenden Ast-

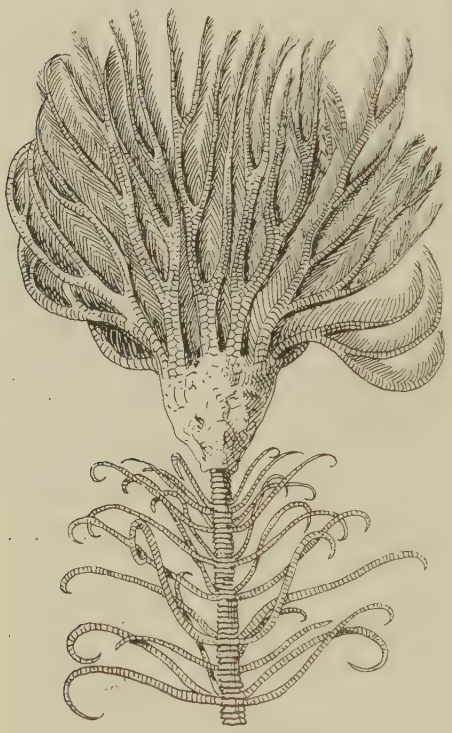


Fig. 384. Lenneocrinus cirratus Jaekel, aus dem Unterdevon von Elberfeld. (Untere Koblenzstufe.) Etwas mehr als doppelte nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*)

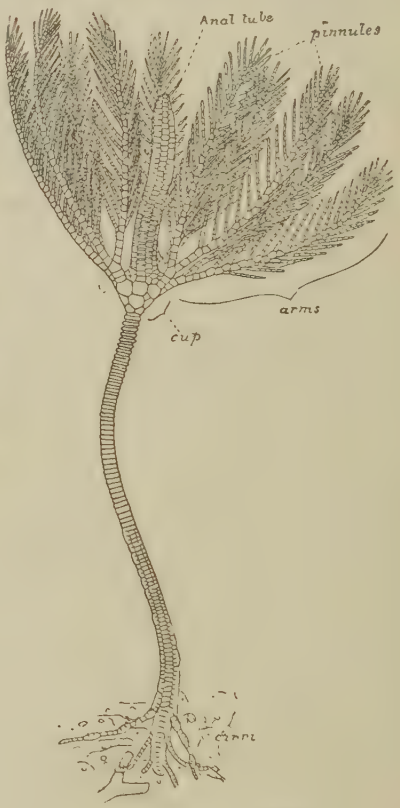


Fig. 385. Grundtype eines primitiven Crinoiden: Botryocrinus decadactylus aus dem silurischen Wenlockkalk. *Anal tube* = Afterröhre, *pinnules* = Pinnulae, *arms* = Arme, *cup* = Kelch, *cirri* = Cirren. (Nach *F. A. Batner.*)

stücke gleichlang sind, tritt später im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung ein ungleiches Längenwachstum der Seitenäste ein (Fig. 384).

Auch der Stiel erfährt in den einzelnen Stielgliedern vieler Formen dadurch eine Spezialisation, daß von diesen radiäre Seitenranken ausstrahlen, die Cirri, welche meist zur Verankerung des Tieres dienen. Bei primitiven Formen nur im unteren Stielteil irregulär entwickelt, rücken sie bei spezialisierten (Fig. 384, 403, A) in Wirtelstellung bis zur Krone hinauf.

Das Unterende des Stieles (Fig. 385) läuft in der Regel in eine Wurzel (Radix) aus, die aus ähnlich wie eine Pflanzenwurzel sich verzweigenden Fortsätzen besteht und die Aufgabe hat, das Tier entweder am Meeresboden oder an anderen festen Objekten, wie Treib-

hölzern, Tangen usw., zu verankern. In einigen Fällen ist es zu sehr eigentümlichen Spezialisationen der Wurzel gekommen, die als Anpassungen an eine bestimmte Lebensweise anzusehen sind. Hierher gehören die plattenartigen Verbreiterungen der Stielbasis bei jenen Formen, die in stark brandenden Gewässern, an Korallenriffen usw. lebten, sowie die Entstehung der großen, hohlen und kugelig aufgeblähten Kammern, die man früher als „Lobolithen" beschrieben hat; jetzt weiß man, daß sie als die Wurzelenden von Scyphocriniden anzusehen sind. Ihre biologische Bedeutung ist bisher unaufgeklärt gewesen; während einige sie als Schwimmapparate betrachten, die auf der Oberfläche des Wassers flottierten und den nach unten herabhängenden Stiel und die nach unten geöffnete Krone trugen, sieht Jaekel diese Gebilde als Ankerapparate an und macht darauf aufmerksam, daß sie kaum von Luft oder Gasen gefüllt gewesen sind. Es scheint jedoch, als ob hier eine ähnliche Erscheinung

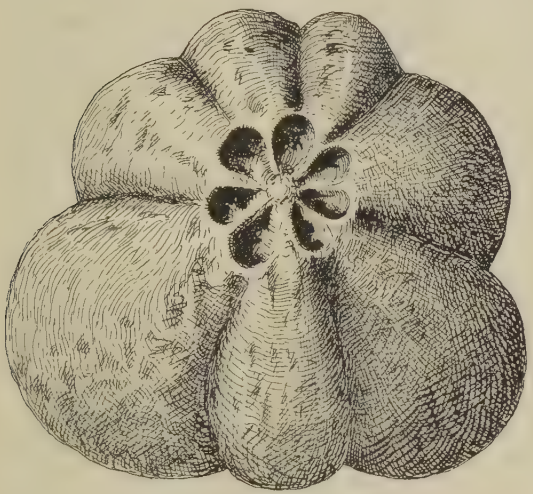


Fig. 386. Lobolith aus dem böhmischen Obersilur. — Original im pal. Inst. d. Univ. Wien. — ½ nat. Gr.

Fig. 387. Anker des unteren Stielendes von Myrtillocrinus aus dem Devon. ½ nat. Gr. (Nach *Hall.*)

vorliegt, wie sie von den Stielaufblähungen einiger Crinoideen, so z. B. von Millericrinus und Apiocrinus aus dem oberen Jura, aber auch schon bei karbonischen Crinoiden bekannt ist. Diese Anschwellungen sind als Zysten, und zwar als Gewebszysten anzusehen, die durch parasitisch im Stiele lebende Anneliden aus der Gruppe der Myzostomiden (vgl. Fig. 117, S. 97) verursacht wurden, deren Verwandte auch heute noch in den Armgliedern einiger Seelilien schmarotzen. Es ist wahrscheinlich, daß diese an Pflanzengallen erinnernde Aufblähungen der Stielwurzeln, die als „Lobolithus" und „Camarocrinus" beschrieben wurden (Fig. 386), gleichfalls derartigen Schmarotzern ihre Entstehung verdanken. Die Scyphocriniden würden daher mit ihren Wurzeln wie die Mehrzahl der übrigen Seelilien am Boden verankert gewesen sein.

Zuweilen kommen sehr eigentümlich gestaltete Stielenden in Gestalt eines vierzackigen Ankers vor (Fig. 387).

Die wichtigsten Organe des Crinoideenkörpers liegen in einem mehr oder weniger kelchförmigen Gehäuse, dem Kelch oder Calyx, dessen Basis mit dem obersten Stielglied in Verbindung tritt und von dessen oberen Rande die Arme ihren Ursprung nehmen. Der zwischen den Armen, also innerhalb des Armkranzes liegende Teil des Kelches wird als Kelchdecke unterschieden.

Der Aufbau des Kelches bietet bei den einzelnen Stämmen der Crinoideen wichtige Unterschiede dar und spielt daher bei der systematischen Unterscheidung sowie bei der Beurteilung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge eine sehr wichtige Rolle. Man unterscheidet die Dorsalkapsel und die Kelchdecke.

Die Dorsalkapsel eines normalen Crinoiden besteht zunächst aus den Kalkplatten, welche die Arme tragen, den Radialia. Entsprechend der Fünfzahl der Arme finden wir daher fünf Radialia ausgebildet (Fig. 388, *R*).

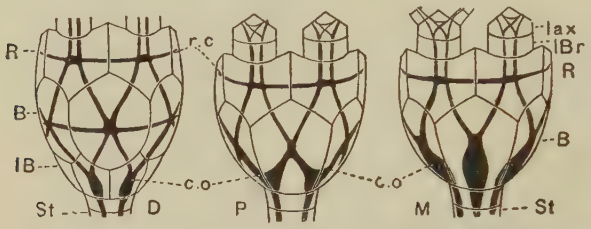


Fig. 388. Schematische Darstellung des Nervenverlaufs (dicke schwarze Linien) in den Kelchen *dizyklischer* (D), *pseudomonozyklischer* (P) und *monozyklischer* (M) Crinoideen. *St* = Stiel, *c. o.* = Lappen des gekammerten Organs, *r. c.* = ringförmige Kommissur der Radialia (R). *B* = Basalia, *IB* = Infrabasalia, *IBr* = Interbrachialia, *Iax* = Interaxillaria. (Nach *F. A. Bather*.)

Unter den Radialia und mit ihnen alternierend stehen die fünf Basalia (*B*), die mit dem obersten, den Kelch tragenden Stielglied in Verbindung treten, falls nicht noch ein weiterer Kranz von Kalkplatten dazwischen eingeschoben ist. Ist dies der Fall und finden sich also unter den Radialia zunächst die mit ihnen alternierenden Basalia und unter diesen, wieder alternierend und daher unter die Radialia zu stehen kommend, die Infrabasalia (*IB*), so spricht man von einer dizyklischen Kelchbasis im Gegensatz zu der monozyklischen, bei der die Basalia unmittelbar dem Stiel aufsitzen (Fig. 388).

Der alternierenden Stellung der Infrabasalia zu den Basalia entspricht das verschiedene Verhalten bzw. die verschiedene Stellung der Cirren des Stieles zu den Radialia. Bei den Formen mit monozyklischer Kelchbasis sind die Achsen der Cirren in der Trennungslinie je zweier Radialia gelegen, bei den dizyklischen entspricht die Achse der Cirren der Mittellinie je eines Radiale (Fig. 389).

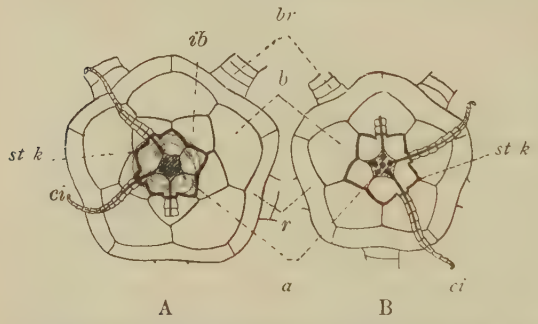


Fig. 389. Schemata einer *dizyklischen* (A) und *monozyklischen* (B) Kelchbasis von Crinoideen. *a* = Achsenkanäle des Stieles, *b* = Basale, *br* = Brachialia, *ci* = Cirren, *ib* = Infrabasale, *r* = Radiale, *st k* = Stielkante. (Nach *F. A. Bather*, aus *E. Stromers* „Lehrbuch der Paläozoologie".)

Die Unterscheidung der monozyklischen und dizyklischen Crinoideen als Hauptgruppen des ganzen Stammes beruht auf der Unterscheidung der Zahl der Basalkränze (in einem Falle fehlen die Infrabasalia: Monocyclica, im anderen Falle sind Infrabasalia vorhanden: Dicyclica). Neuere Untersuchungen von O. Jaekel über die morphologische und phylogenetische Bedeutung dieser Unterscheidung haben die vorherrschende, von Bather vertretene Ansicht von der Wichtigkeit der Unterscheidung in Monocyclica und Dicyclica erschüttert. Sicher gestellt ist jedenfalls, daß bei verschiedenen Stämmen die Reduktion des untersten Kelchkranzes und somit die Herausbildung eines mono-

zyklischen Typus unabhängig erfolgt ist, was schon früher zu der Unterscheidung von monozyklischen und pseudomonozyklischen Formen geführt hat (Fig. 388). So ist z. B. bei dem noch heute lebenden Antedon (= Comatula) die einkreisige Basis nach Durchlaufung einer zweikreisigen Vorstufe entstanden, wie die embryonale Entwicklung des Tieres lehrt, und das gleiche ist auch unabhängig bei den erloschenen Stämmen der Cladocrinoidea erfolgt.

Die Kelchdecke oder Tegmen (Fig. 390) enthält in zentraler Lage den Mund (*O*), während der After (*A*) ursprünglich am Rande des Tegmen zwischen dem ersten und fünften Radius liegt. In sehr frühen phylogenetischen Stufen war auch die Kelchdecke, ebenso wie die Dorsalkapsel von irregulären kleinen Tafeln gepanzert, aber frühzeitig stellt sich eine Regelmäßigkeit des Baues der Kelchdecke ein, indem sich zwischen den fünf Radien ebensoviele dreieckige Platten herausbilden, die in der Mitte des Kelchdeckenfeldes, also am Munde, zusammenstoßen (*Or*). In dem einen Felde zwischen dem ersten und fünften Radius, an dessen Außenrande der After liegt, befindet sich auch die durch eine siebartige Durchbohrung kenntliche Stelle des Hydroporus oder der Madreporenplatte (*Ma*). Die großen, dreieckigen und durch die Verlängerung der Radien, „Ambulakralfurchen", getrennten Platten werden als Oralia oder Mundplatten unterschieden. Die Furchen zwischen den Oralien, in denen die Ambulakralfurchen verlaufen, sind zuweilen mit kleinen Täfelchen bedeckt, den Ambulakralplatten bzw. Peristomalia.

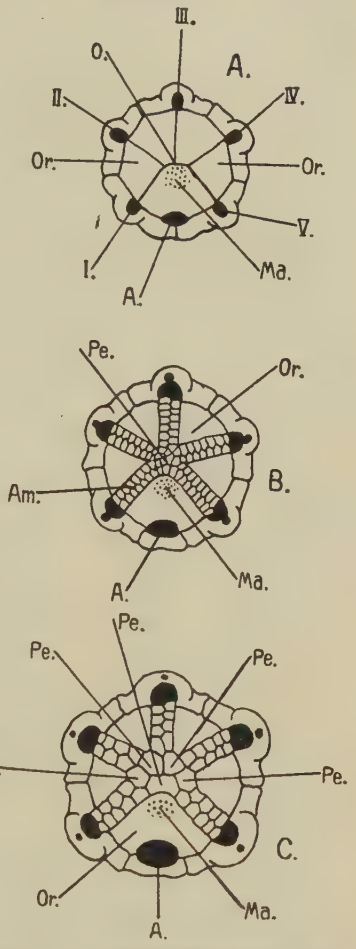


Fig. 390. Drei Entwicklungsstufen der Kelchdecke von Crinoideen. A: nur aus den Oralia gebildet; B: aus Oralia und Ambulacralia; C: wie B, aber außerdem die zentralen Ambulacralia vergrößert. *A.* = After, *O.* = Mund, *Or.* = Oralia, *Ma.* = Madreporenplatte, *Pe.* = peristomale Ambulacralia, *Am.* = Ambulacralia, *I.* - *V.* = die fünf Radien. (Nach *F. A. Bather.*)

Die bei vielen Formen eintretende Verschiebung des Afters nach abwärts an die Außenseite der Kelchwand bringt es mit sich, daß die pentamere Symmetrie des Kelchbaues durch herabrückende Plättchen aus der Kelchdecke unterbrochen wird, die als Analia unterschieden werden. Mitunter kann sich diesen Analia ein vom Radiale abgeschnürtes Stück als Radioanale anreihen.

Von dem hier besprochenen Grundtypus haben verschiedene Spezialisationen ihren Ausgang genommen.

Eine sehr häufige und in den verschiedensten Gruppen unabhängig einsetzende Spezialisation des Kelchbaues liegt in der Vergrößerung des Kelches zwischen die gegliederten Arme hinauf, so daß also der

Raum für die Leibeshöhle nach oben hin zwischen die Arme ausgedehnt wird. Dabei werden nicht nur die Unterenden der Arme in den Kelch mit einbezogen, die noch keine Teilung aufweisen, sondern die Einbeziehung der Arme kann so hoch hinaufgreifen, daß auch die Stellen der ersten, zweiten, ja sogar der dritten Gabelung zu Teilen des sekundär vergrößerten Kelches werden. Die Zwischenräume der Arme und ihrer Äste werden in diesem Falle durch sekundäre Platten, die Interbrachialia, ausgefüllt (vgl. über diese Frage S. 273 und Fig. 397, *iBr*, *iIIBr*, *iIIIBr*).

Eine andere Spezialisation, die aber mit der eben besprochenen Hand in Hand gehen kann, ist die Erhöhung des Afterloches auf das Ende einer hohen Röhre, der Proboscis oder des Analtubus. Die Röhre ist in diesem Falle mit vielen kleinen sekundären Platten gepanzert. Durch diese Spezialisation wird es dem Tiere ermöglicht, die Exkremente in größerer Entfernung von der Madreporenplatte und vom Munde zu entleeren als bei den normal gebauten Formen. Diese Einrichtung scheint in Zusammenhang mit der Lebensweise insofern zu stehen, als es sich in den Formen mit langem Analtubus um Typen handelt, die in sehr ruhigem Wasser lebten, während bei den Formen aus jenen Lebensgebieten, in denen das Wasser bewegter war, eine derartige Verschiebung der Afteröffnung aus der Nähe der Madreporenplatte und des Mundes überflüssig ist.

Fig. 391. Eugeniacrinites caryophyllatus Schloth. — Oberer Jura von Streitberg (Bayern). — Nat. Gr.

Fig. 392. Torynocrinus granulatus Jkl. — Neokom von Lattes, Var, Frankreich. — $^2/_1$ der nat. Gr. (Nach *O. Jaekel*.)

Findet also in diesem Falle der Spezialisation, der in verschiedenen Stämmen unabhängig voneinander eingetreten ist, eine Komplizierung des Kelchbaues durch die Ausbildung neuer Kalkplatten statt, so bemerken wir in anderen Fällen eine wesentliche Vereinfachung des Kelchbaues, die in einer Verringerung der Plattenzahl des Kelches zum Ausdruck kommt. Dies ist insbesondere bei den sich um Eugeniacrites (Fig. 391) gruppierenden Gattungen der Fall. Diese an das Leben auf stark brandenden Korallenriffen angepaßten Crinoideen reduzieren die Zahl der Kelchtafelplatten sehr bedeutend, so daß wir beispielsweise bei Eugeniacrinites den Kelch auf einen einzigen Kranz, den der Radialia, rückgebildet finden; die Arme sind sehr reduziert und konnten zwischen zwei Axillarien ganz in das Innere der wie eine Blütenknospe zusammenschließenden Axillaria zurückgezogen oder, wie bei Torynocrinus (Fig. 392), wie die Finger einer Faust zusammengeballt werden. Bei dem stiellos gewordenen Cyathidium (Fig. 393), das wahrscheinlich in Klüften der Riffe lebte, ist der Kelch aus den zu einer fest verschmolzenen Kapsel vereinigten Radialien aufgebaut und alle übrigen Elemente des Kelches mit Ausnahme der basalen Armglieder sind verloren gegangen. Zu diesem Typus gehört auch der noch lebende Holopus. Auch der eigenartige Cupressocrinus aus dem deutschen Devon ist eine derartige Rifform (Fig. 394).

In anderen Fällen, wie bei dem sehr merkwürdigen Petalocrinus, sind die Armglieder untereinander zu festen Platten verschmolzen und gleichzeitig blattartig verbreitert, so daß das Tier den Anblick einer fünfblätterigen Blüte gewährt (Fig. 395).

Von speziellen Modifikationen der Crinoideen infolge eigenartiger Lebensweise ist besonders die von Acrocrinus zu erwähnen. Bei dieser Form (Fig. 410) ist der Körper in eine hohe, amphoraförmige Kapsel eingeschlossen, deren Basis von den auf dem obersten Stielgliedgelenk ruhenden Basalien gebildet wird, während die Radialia, welche als Basen der zwanzig Arme (auf jedem Radiale stehen fünf) dienen, den oberen Rand des Kelches bilden. Der ganze Raum zwischen den Basalien und Radialien ist von einem Mosaik kleiner, mehr oder weniger irregulärer Platten gebildet, die sich zwischen die Radialia und Basalia einschieben und somit nicht mit den Interbrachialia anderer Formen zu vergleichen sind, wie sie sich z. B. bei Sagenocrinus (Fig. 397) und vielen anderen Crinoideen mit sekundär vergrößertem Kelch vorfinden. Die Vorfahrenreihe von Acrocrinus ist bekannt; sie beginnt mit Formen von einfachem Kelchbau, wie Dichocrinus, bei dem die Basalia nur mit einer Reihe von fünf Radialien bzw. Costalien (vgl. S. 273) in Verbindung stehen (Fig. 396).

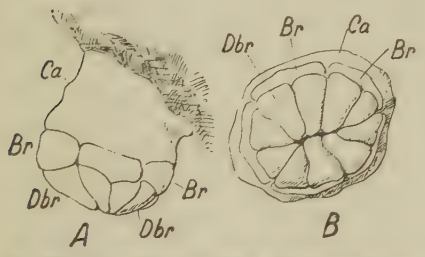


Fig. 393. Cyathidium holopus Steenstrup, obere Kreide (Senon) von Faxe in Dänemark. *Ca* = stielloser Kelch (Calyx), *Dbr* = Dibranchiale (die einzigen Skelettreste der 10 reduzierten Armäste), *Br* = Brachialia. A von der Seite, B von der Mundseite aus gesehen. (Nach *O. Jaekel.*)

Fig. 394. Cupressocrinus abbreviatus Goldf., aus dem Mitteldevon der Eifel. Ungefähr ½ nat. Gr.

Fig. 395. Rekonstruktion von Petalocrinus mirabilis Well., aus dem Obersilur Nordamerikas. Ein Armfächer ist in der Zeichnung weggelassen, um dessen Gelenk am Kelche zu zeigen. (Nach *F. A. Bather.*)

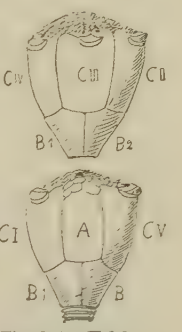


Fig. 396. Kelch von Dichocrinus, einem Hexacriniden aus dem Karbon von Nordamerika und Europa, rekonstruiert (½ nat. Gr.). Unten: von der Afterseite gesehen, oben: Gegenseite. *B* = Basalia, *C* = Costalia, *A* = Anale. (Nach *O. Jaekel.*)

Eine sehr eigenartige Spezialisation hat der Stiel bei den Platycriniden erfahren. Er ist hier bei einzelnen Formen nicht nur stark abgeflacht, sondern dabei auch korkzieherartig gedreht (Fig. 398). Sonst ist er meist stielrund oder kantig, oder die Kanten sind abgerundet. Während wir bei den schon besprochenen Rifformen eine bis zum Verlust des Stieles gehende Reduktion der Stiellänge beobachten können, nimmt in anderen Fällen, wie z. B. bei Pentacrinus (Fig. 399), der Stiel bedeutend an Länge zu. In den schwarzen Schiefern des oberen Lias von Reutlingen ist eine Platte mit ineinander verschlungenen Exemplaren des

Pentacrinus subangularis Mill. gefunden worden, die aus 24 wohlerhaltenen Tieren besteht, deren Kronen im geöffneten Zustand mehr als ein Meter im Durchmesser besitzen. Die Stiele dieser Pentacrinen sind weit mehr als 10 m lang (andere Schätzungen haben eine Länge von fast 17 m angenommen, Fig. 400).

II. Lebensweise. In der Gegenwart leben nur sehr wenige Crinoideen als die letzten Überreste eines Stammes, der seine Blütezeit im Paläozoikum erreicht hatte und sich von da an in raschem Niedergang befindet. Ein Teil der rezenten Formen lebt in der Tiefsee, wie Rhizocrinus im Atlantik, der zuerst bei den Lofoten in 200—600 m Tiefe entdeckt wurde und dessen Verbreitungsgebiet zwischen 130 und 4842 m Tiefe liegt; auch die rezenten Pentacriniden (z. B. Isocrinus) leben in bedeutenden Tiefen der westindischen See und des Pacific, während Holopus, eine an das Leben im Bereiche stark brandender Riffe angepaßte Form, das Seichtwasser bewohnt. Die Haarsterne sind ebenfalls zum Teil Seichtwassertiere, die im Mittelmeer und in fast allen anderen Meeren auftreten, aber sie kommen auch bis zu sehr bedeutenden Tiefen vor (Antedon vom Litoral bis zu 5300 m Tiefe; Eudiocrinus im Pacific und im Golf von Biscaya von 900—1600 m Tiefe; Promachocrinus im Pacific und in der Südsee von 128—1900 m Tiefe). In der Jugend lebt Antedon rosacea sessil, doch löst sich der Kelch mit den Armen später vom Stiel ab und die Tiere heften sich mit Cirren, die an der Kelchbasis entspringen, an feste Gegenstände an, so daß die Tiere pseudoplanktonisch werden, oder sie kriechen mit Hilfe ihrer Arme auf dem Meeresboden herum; sie können sogar aktiv schwimmen, indem sie die Arme rasch zusammenschließen und strecken.

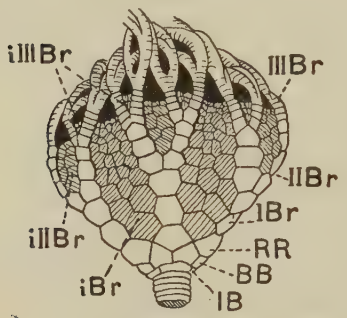


Fig. 397. Sagenocrinus expansus; Obersilur Englands. $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *F. A. Bather.*)

Fig. 398. Platycrinus symmetricus W. et Spr., aus dem Unterkarbon Nordamerikas, in $^3/_4$ nat. Gr. (Nach *Wachsmuth* und *Springer.*)

Fig. 399. Pentacrinus briareus Mill., aus dem oberen Lias Schwabens. — Stark verkl. — (Nach *Goldfuss.*)

Fig. 400. Pentacrinus subangulari, Mill., das „Medusenhaupt Schwabens", aus dem oberen Lias (ε) von Reutlingen in Württemberg. Der Durchmesser einer Krone beträgt 1 m. (Nach *F. A. Quenstedt.*)

Stellt also die Tiefsee ein Asyl weniger Überreste der einst außerordentlich formenreichen Gruppe der Seelilien dar, so war das Ver-

breitungsgebiet der Crinoideen im Paläozoikum und Mesozoikum nicht das tiefe Meer, sondern das Seichtwasser der Küstenregionen. Nur in seltenen Fällen, wie im unterdevonischen Schiefer von Bundenbach im Rheinland, treten sehr zart gebaute Typen auf (Rhenocrinus), die sich in auffallender Weise von den oft sehr plumpen und robusten Formen der typischen Seichtwasserbildungen der Vorzeit unterscheiden (Fig. 401).

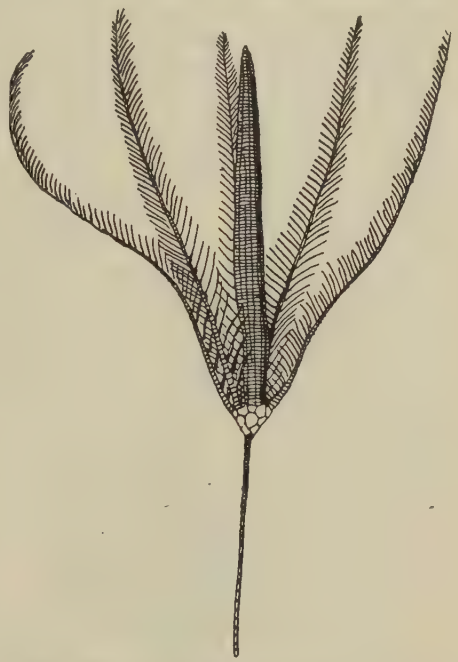


Fig. 401. Rhenocrinus ramosus Jkl., aus dem Unterdevon von Gemünden, Rheinland. ½ nat. Gr. Zu beachten ist die lange Analröhre und die schwache Verzweigung der Arme. (Nach *O. Jaekel.*)

Das Hauptlebensgebiet der Crinoideen scheinen die Kalkschlammgründe der küstennahen Seichtwassergebiete gewesen zu sein. Hier herrschte reiches Leben rasenbildender Seelilien, die stellenweise so massenhafte Überreste hinterlassen haben, daß sie gesteinsbildend auftreten. Beispiele dafür sind die „Trochitenkalke" oder Crinoidenkalke der deutschen Trias (Fig. 402), die Crinoidenkalke des alpinen Lias, der Steinkohlenformation, ebenso der älteren Formationen bis zum unteren Silur. Diese Kalkschlammgründe der damaligen Meere waren lange Zeit hindurch das Lebensgebiet der Seelilien, wie die Millionen Stielglieder und anderen Reste der Tiere beweisen; da sie zum Aufbau ihrer Skelette viel Kalk nötig haben, so haben sie wohl deshalb die Kalkschlammböden bevorzugt und fehlen daher auch den Sandgründen und Tonschlammböden fast vollständig. Das Vorkommen der prachtvoll erhaltenen Pentacrinen in den Liasschiefern Schwabens (Fig. 400) scheint eine Folge von Einschwemmungen zu sein; es ist kaum anzunehmen, daß diese Schlammbuchten das Lebensgebiet der Tiere gebildet haben sollten, da wir nirgends größere Anhäufungen zerfallener Stiele und anderer Skeletteile finden, die stets das eigentliche Wohngebiet von Seelilien kennzeichnen. Für die Erklärung des Vorkommens der Liaspentacrinen Schwabens als ortsfremde Einschwemmungen spricht

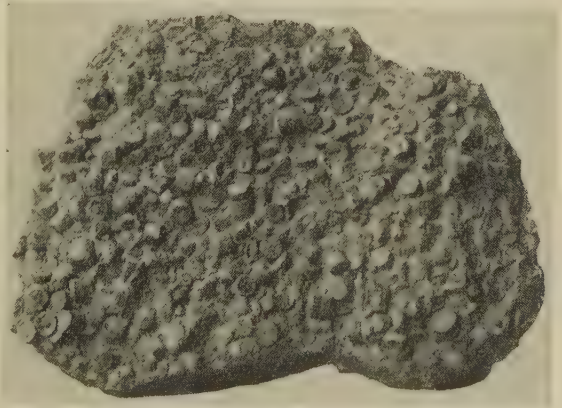


Fig. 402. Crinoidenkalk aus der mittleren Trias Deutschlands. (½ nat. Gr.)

auch der Umstand, daß wir sie hier so häufig an Treibhölzern festgeheftet finden.

Die weitaus überwiegende Mehrzahl der Crinoideen sind festsitzende Formen. In wenigen Fällen ist durch Loslösung der armtragenden Krone vom Stiel ein Typus entstanden, der zur freischwimmenden und planktonischen Lebensweise überging, wie Antedon (Fig. 403) aus unseren Meeren, Uintacrinus aus der Kreide (Fig. 415), Agassizocrinus aus dem Karbon und Edriocrinus aus dem Devon, Formen, die nicht genetisch zusammenhängen und unabhängig voneinander die freiflottierende Lebensweise angenommen haben.

In das Brackwasser und Süßwasser sind die Seelilien niemals vorgedrungen.

Die Nahrung der Crinoideen besteht heute hauptsächlich in mikroplanktonischen Organismen, die von den Armanhängen dem zentralen Munde zugestrudelt werden.

Die Lebensweise in bewegteren Gewässern der Küstenregionen ist eine ähnliche wie die der Korallen. Beim Aufenthalte in ruhigen

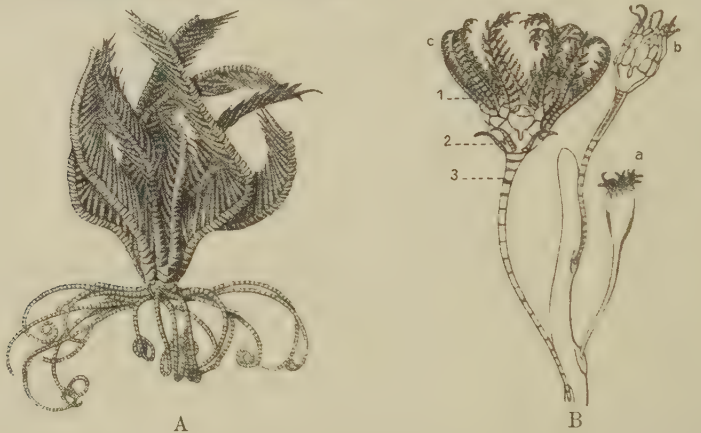


Fig. 403. A: Erwachsenes Tier von Antedon macronema (nach *Carpenter*). B: *a*, *b*, *c* drei aufeinanderfolgende Jugendstadien von Antedon rosacea. 1 Arme, 2 Cirren, 3 Stiel. (Nach *R. Hertwig*.)

Gewässern scheint es zur Ausbildung der langgestreckten Analröhren gekommen zu sein, die eine Verunreinigung des Mundes und der Madreporenplatte nicht so leicht gestatten, als wenn der After in der Nähe des Peristoms gelegen ist. Es dürfte hier eine ähnliche Erscheinung vorliegen wie bei der sekundären Verschiebung des Afters der irregulären Seeigel, bei denen der ursprünglich in nächster Nähe der Madreporenplatte gelegene After immer weiter von dieser entfernt und an das Hinterende des Körpers der im Schlamme kriechenden und wühlenden Formen verlegt wurde.

Hinsichtlich der Lebensweise sind die Seelilien als eine außerordentlich konservative Gruppe zu bezeichnen, deren Spezialisationen im Laufe der Stammesgeschichte innerhalb eines enge begrenzten Rahmens erfolgten, der durch das bevorzugte Leben auf küstennahen Kalkschlammgründen, den Verlust der freien Bewegungsfähigkeit und die mikroorganische Nahrung bedingt ist; von diesen Gewohnheiten sind nur seltene Ausnahmen bekannt.

III. Systematik und Stammesgeschichte. Die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen

der Crinoideen ist trotz vielfacher Versuche noch immer ungeklärt; es stehen sich verschiedene Ansichten zum Teil schroff gegenüber. Daraus erklärt es sich, daß wir noch immer keine befriedigende systematische Gliederung der ganzen Gruppe besitzen. Die Gesichtspunkte, nach denen die Unterscheidung der Crinoideen in die Hauptabteilungen, Ordnungen, Unterordnungen usw. durchgeführt zu werden pflegt, beruhen zum großen Teil auf Spezialisationen, die als Anpassungen an verschiedene Lebensweisen und die durch sie bedingten Funktionen der einzelnen Organe (hauptsächlich Kelch und Armkranz) anzusehen sind. Hierher ist in erster Linie die Vergrößerung des Kelches zu rechnen, die durch die Einbeziehung der unteren Armteile in den Kelch und die Ausfüllung der Zwischenräume durch Interbrachialia zustande kommt. Das ist der „camerate" Typus, den wir in verschiedenen Stämmen der Crinoideen wiederkehren sehen.

Diese Auffassung von der Entwicklung der Crinoideen hat Bather dazu geführt, in der Ausbildung von „cameraten" Typen nur Parallelismen oder Konvergenzen zu erblicken, die uns nicht gestatten, auf ihnen eine systematische Gruppierung aufzubauen. Nach Bather ist das wichtigste Unterscheidungsmerkmal zwischen den beiden von ihm unterschiedenen Hauptgruppen der Crinoideen der Besitz von entweder zwei Basalkränzen, also von Basalien und Infrabasalien (Gruppe der Dicyclica), oder von nur einem Basalkranz, dem der Basalia (Gruppe der Monocyclica) (S. 266).

Nach neueren Untersuchungen Jaekels über die Phylogenie und Systematik der Crinoideen ist dagegen der Besitz von einem oder von zwei Basalkränzen für die Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Crinoideen ohne tiefere Bedeutung. Nach ihm ist die Zerlegung der „Camerata" (Wachsmuth und Springer) in zwei konvergente oder parallele Entwicklungslinien der Monocyclica einerseits und der Dicyclica andererseits durchaus unrichtig. Die Camerata werden von Jaekel als eine einheitliche Gruppe betrachtet, die er als Cladocrinoidea zusammenfaßt und den Pentacrinoidea gegenüberstellt. Jaekel ist der Ansicht, daß die Platten zwischen den Armgabeln, die Bather als Interbrachialia bezeichnet, nicht mit diesen, die bei den Pentacrinoidea auftreten, verwechselt werden dürfen, sondern morphologisch von ihnen verschiedene Bildungen darstellen. Er stützt diese Auffassung dadurch, daß er annimmt (und dies ist sehr wahrscheinlich), daß die Crinoideen ursprünglich einen aus vielen kleinen ungeordneten Kalkplatten bestehenden Kelch besaßen und daß sich bei den primitiveren Cladocrinoideen der von den Armen auf den Kelch ausgeübte Druck darin geltend machte, daß sich die in der Verlängerung der Arme nach abwärts stehenden Platten des Kelches zu geschlossenen Verbänden, den oft rippenartig vortretenden Costalia, gliederten, die mit der untersten Platte, also dem untersten Costale, unmittelbar dem Basalkranz aufsitzen. Daraus leitet Jaekel weiter ab, daß die zwischen den Costalia stehenden Platten den Interbrachialia der Pentacrinoideen nicht homolog sein können und daher als Intercostalia unterschieden werden müssen. Die Arme der Pentacrinoideen sieht Jaekel dementsprechend als Neubildungen an, die mit den Armen der Cladocrinoidea nicht homologisiert werden dürfen; die letzteren werden von Jaekel als „Finger" unterschieden (vgl. S. 268 und Fig. 397).

Die verschiedenen Ansichten über die Systematik und Phylogenie der Crinoideen haben jedoch bisher zu keiner Einigung geführt, obwohl

unsere Kenntnisse von der Organisation der fossilen Formen in den letzten Jahren sehr bedeutende Fortschritte aufzuweisen haben.

Von größter Wichtigkeit für die Frage nach der Stammesgeschichte der Crinoideen ist die Gruppe sehr primitiver Formen, die sich um Ascocystites und Acanthocystites zu einer Stammgruppe der Crinoideen vereinigen lassen. Acanthocystites briareus tritt im mittleren Kambrium Böhmens auf, Ascocystites im Untersilur Böhmens; beide Typen sowie die verwandten Gattungen aus dem Kambrium Englands und Nordamerikas stellen also die ältesten Crinoideentypen dar, die bis heute bekannt sind. Bei ihnen ist der Kelch oder die „Theka" auffallend lang und hoch und trägt am oberen Rande einen Kranz von sehr zahlreichen, gegliederten, aber ungeteilten Armen (im Sinne Jaekels „Finger"), welche keine Seitenfiedern oder Pinnulae tragen. Der Kelch selbst besteht aus zahlreichen, sternförmig skulpturierten Kalkplatten, die ganz unregelmäßig gebaut und ohne erkennbare Gesetzmäßigkeit verteilt sind (Fig. 404).

Fig. 404. Rekonstruktion von Ascocystites Barrandei Jaekel, aus dem Untersilur von Drabow in Böhmen. *A* Kelch mit den unteren Teilen der ungeteilten Finger, *B* Kelchdecke mit offenen Ambulakralrinnen in der lederartigen Haut. $^2/_5$ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*) (Irrtümlich sind im mittleren Radius 7 Finger [statt 6] eingezeichnet.)

Aus diesen Formen lassen sich unschwer die Formen ableiten, bei denen es zu einer regelmäßigen Anordnung der Kelchplatten infolge des Druckes der reicher gegliederten und nunmehr durch Seitenfiedern oder Pinnulae bewehrten Arme auf den Kelch gekommen ist. Die Stammgruppe der durch Acanthocystites und Ascocystites gekennzeichneten Eocrinoidea bildet somit die Wurzel der Cladocrinoidea (Jaekel). Ob und wie die Pentacrinoidea (Jaekel) mit den Cladocrinoidea zusammenhängen, scheint auch durch die Gattung Perittocrinus (Fig. 405) noch nicht in befriedigender Weise beantwortet.

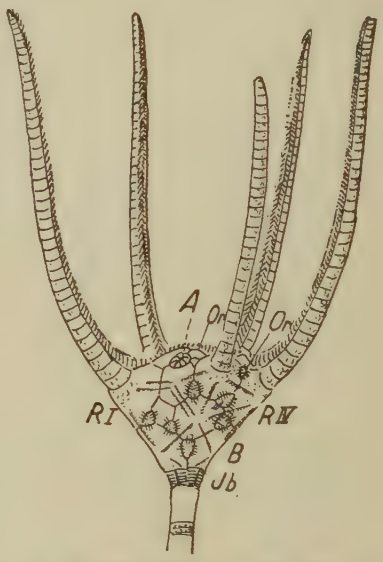


Fig. 405. Perittocrinus transitor Jaekel, aus dem unteren Untersilur (Vaginatenkalk) von St. Petersburg. Etwas vergrößert. — A_1 = After, *Or* = Oralia, *B* = Basalia, *RI* und *RIV* = erstes und viertes Radiale, *Jb* = acht komplizierte Stielstücke als Infrabasalien. (Nach *O. Jaekel.*)

IV. Geologische Verbreitung. Die Blütezeit der Seelilien fällt in das Paläozoikum. Hier treten sie mit einer außerordentlichen Formenfülle auf; die Kalke des Silur, Devon, Karbon und zum Teil auch noch des Perm (z. B. in Südasien) sind stellenweise von den Leichen und Leichenteilen der Crinoideen, namentlich von ihren Stielgliedern erfüllt. Vom Ausgang des Paläozoikums angefangen, beginnen die Crinoideen seltener zu werden. Freilich treten sie da und dort noch immer in großen Mengen auf und haben wahrscheinlich an ihren Wohnorten dichte Rasen auf dem Meeresgrunde gebildet; die Crinoidenkalke der Trias und des

Lias sind Beispiele dafür. Auch in jüngeren Formationen, wie in der oberen Kreide von Kansas, kennt man lokale Anhäufungen von Crinoideen (Uintacrinusplatten der Niobrarakreide, Fig. 415). Im Vergleiche mit dem Formenreichtum des Paläozoikums ist aber die Crinoideenfauna des Mesozoikums als ausgesprochen verarmt zu bezeichnen. Aus dem Tertiär sind nur sehr wenige Gattungen und Arten bekannt, meist Verwandte der lebenden Gattung Antedon. Die letzten Crinoideenrasen aus Seichtwasserbildungen, die von Pentacrinus Bronni in der obersten Kreide des Ostseegebietes gebildet wurden, stellen das jüngste Vorkommen dieser Gattung im Seichtwasser dar; von da an kennt man Pentacrinen nur aus großen Meerestiefen, die als ein Asyl der im küstennahen Seichtwasser ausgestorbenen Gattung Pentacrinus zu betrachten sind.

V. Einzelne Beispiele fossiler Crinoideen. 1. Ascocystites (Fam. Eocrinidae, Abteilung Eocrinoidea). Nur aus dem Untersilur Böhmens bekannt. Der Kelch ist mit unregelmäßigen Kalkplatten von Sternform gepanzert und sitzt einem Stiele auf, dessen Länge unbekannt ist. Die Wurzel scheint mit einer blasenförmigen oder sackartigen Auftreibung geendet zu haben. Die Kelchdecke ist flach, und die Ambulakralrinnen verlaufen von den in fünf Gruppen stehenden 30 „Fingern" — in jedem der fünf Radien sechs Finger — bis zum zentral stehenden Munde, vereinigen sich aber noch vor demselben zu einer einheitlichen Rinne (Fig. 404). Der After liegt in der Kelchdecke. Von jedem Kelchrandabschnitt mit sechs Fingern zieht eine kräftige Längsrippe den Kelch entlang hinab bis zur Basis, die von fünf größeren Platten (Costalien) und den unter ihnen stehenden vier Basalien gebildet wird.

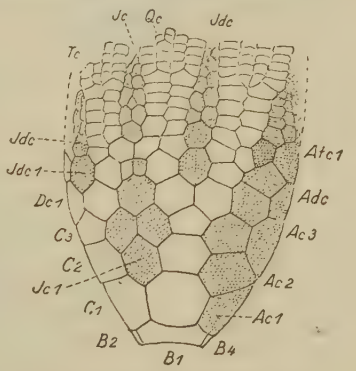


Fig. 406. Kelch von Abacocrinus erraticus Jaekel, aus dem nordischen Obersilur, als Diluvialgeschiebe gefunden. *B* = Basalia, auf welche distalwärts die Platten folgen, die sich in die „*Finger*" fortsetzen; diese ganze Gruppe von *Costalia* (C_1, C_2, C_3, Dc_1, Tc, Qc) ist in der Figur *weiß* gelassen, die der *Intercostalia* (Jc_1, Jc, Jdc, Jdc_1) sowie der gleichfalls nicht mit den Fingern in Verbindung stehenden *Analia* (Ac_1, Ac_2, Ac_3, Adc, Atc_1) dagegen *punktiert*. — ½ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*)

2. Abacocrinus (Fam. Abacocrinidae, Unterordnung Tetramera, Ordnung Monocyclica, Abteilung Cladocrinoidea). Der Kelch dieser obersilurischen, aus Nordeuropa bekannten Gattung besteht aus sehr zahlreichen Platten, die aber bereits polygonalen Umriß besitzen und nicht mehr sternförmig sind wie bei den Eocrinoidea. Die Zahl der Finger ist noch immer sehr hoch und schwankt zwischen 20 und 40, die sich nach unten zu Costalreihen zusammenschließen, zwischen denen die Intercostalia stehen bleiben und sich an der Bildung der Kelchwand beteiligen. Die Basis ist vierteilig (Fig. 406).

In die Verwandtschaft dieser Familie gehören die Scyphocrinidae, deren Wurzeln die als „Lobolithen" bekannten blasenförmig aufgetriebenen großen Kammern aufweisen; es waren dies aller Wahrscheinlichkeit nach Gewebszysten, hervorgerufen durch Schmarotzer (Fig. 386).

3. Callicrinus (Fam. Calyptocrinidae; Unterordnung Tetramera, Ordnung Monocyclica, Unterklasse Cladocrinoidea). Diese in die Verwandtschaft der Abacocriniden und Scyphocriniden gehörende Gattung hat eine sehr eigentümliche Spezialisierung aufzuweisen, da der Kelch mit langen und starren Stacheln besetzt ist, die zwischen den Fingern

nach außen starren. Der After liegt auf dem Oberende einer langen Röhre (Proboscis oder Analtubus). Die Gattung ist aus dem Obersilur Europas und Nordamerikas bekannt (Fig. 407).

4. Lenneocrinus (Fam. Actinocrinidae; Unterordnung Miomera, Ordnung Monocyclica, Abteilung Cladocrinoidea). Der allgemeine Habitus dieser Form erinnert an die jüngeren und einem anderen Zweige der Crinoideen angehörenden Pentacrinen, da die Finger eine reiche Gliederung und Gabelung aufweisen. Der lange Stiel war mit Cirren besetzt, der Kelch durch Reduktion der Plattenzahl vereinfacht und die Basis dreiteilig. Die Gattung ist im unteren Devon gefunden worden (Fig. 384).

5. Actinocrinus (Fam. Actinocrinidae). Während Lenneocrinus keine stark verlängerte Afterröhre besitzt, ist diese hier außerordentlich hoch (Fig. 408). In dieselbe Familie gehören noch zahlreiche andere Gattungen, besonders aus dem Karbon Nordamerikas (z. B. Fig. 409). In jüngeren Ablagerungen sind diese eigentümlichen Crinoideen bisher nicht gefunden worden.

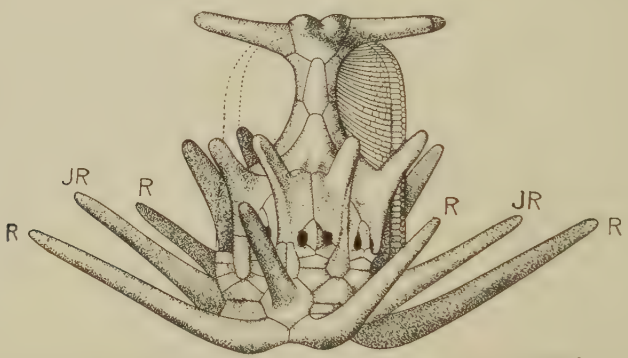


Fig. 407. Callicrinus Murchisoni Aug., Obersilur Gotlands. — Nur ein Finger dargestellt, um den Bau des Kelches und die nach oben vorspringenden Afterröhre zu zeigen. R = Radialia, JR = Interradialia. (Nach *F. A. Bather.*)

6. Acrocrinus (Fam. Acrocrinidae; Unterordnung Miomera, Ordnung Monocyclica, Abteilung Cladocrinoidea). Das Kelchskelett dieser oberkarbonischen Gattung, die durch zahlreiche herabhängende Finger gekennzeichnet ist, die zu je vier in jedem Radius stehen, ist aus vielen kleinen, irregulären Platten zusammengesetzt, die keine Reihung durch Längsrippen zeigen. Diese sekundäre Vereinfachung scheint eine Folge des Nachlassens des Druckes zu sein, der bei den bisher besprochenen Typen auf die Kelchplatten ausgeübt wird. Da jedoch die Platten nicht die Sternfiguren der Kelchplatten der Eocrinoidea zeigen, sondern als polygonale Platten erscheinen, ist dieser Typus als ein sekundärer anzusehen (Nichtumkehrbarkeit der morphologischen und phylogenetischen Entwicklung. Fig. 410, vgl. S. 20).

7. Thylacocrinus (Fam. Rhodocrinidae; Unterordnung Pentamera der Ordnung Dicyclica, Abteilung Cladocrinoidea). Die Kelchbasis jener Formen, die mit Thylacocrinus und Verwandten zu der Gruppe der Dicyclica vereinigt werden, ist aus zwei übereinanderliegenden Plattengruppen aufgebaut. Hierher sind jene Gattungen zu rechnen, die den unteren, aus den Basalien gebildeten Kranz, der die Verbindung mit der obersten Stielplatte herstellt, entweder aus fünf Stücken oder aus vier Stücken aufgebaut zeigen. Bei Thylacocrinus ist (nach der Auf-

fassung O. Jaekels) eine Verschmelzung der fünf Basalia zu einem einheitlichen Zentralstück eingetreten. Darüber folgt der Kranz der „Epibasalia", die mit den untersten Platten der Costalreihen, auf denen die Finger entspringen, alternieren. Der dickbauchige Kelch ist von sehr zahlreichen Platten aufgebaut, die einen polygonalen Umriß besitzen. Die in der Fig. 411 punktiert gezeichneten Platten zwischen den Costalplattenreihen sind die Intercostalia. Die Gattung ist aus dem Unterdevon von Nordfrankreich und Nordamerika bekannt.

Fig. 408. Actinocrinus magnificus W. et Spr., aus dem Silur von Tennessee, Nordamerika, in ¼ nat. Gr. (Rekonstruktion von *A. Heiman.*)

8. Perittocrinus (Fam. Perittocrinidae; Ordnung Fistulata, Abteilung Pentacrinoidea). Diese Gattung, die Jaekel als eine Stammform der Pentacrinoideen betrachtet, ist durch den Besitz von fünf ungeteilten und einfachen Armen gekennzeichnet, die einem relativ kleinen Kelch aufsitzen (Fig. 405). Sehr bezeichnend für diese Form ist das Vorhandensein von kleinen dreieckigen Füllstücken zwischen den größeren polygonalen Kelchplatten, auf denen sich Spannleisten in Gestalt von „Porenrauten" zeigen (s. u. !), die nach drei verschiedenen Rich-

Fig. 409. Dizygocrinus, ein Crinoide aus dem Unterkarbon Nordamerikas. Links: D. Montgomeryensis Worthen, rechts: D. facetus Mill. and Gurley; ¾ nat. Gr. In der rechten Figur sind die Arme entfernt und die lange Afterröhre sichtbar, die in der linken Figur nur mit der Spitze vorragt. (Nach *Wachsmuth* u. *Springer.*)

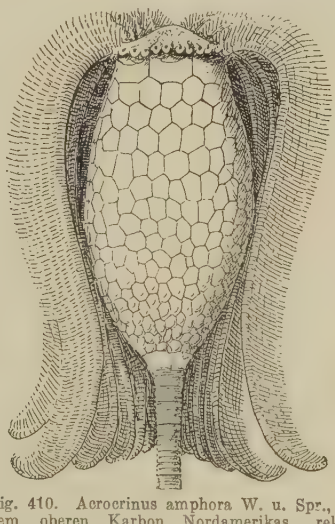


Fig. 410. Acrocrinus amphora W. u. Spr., aus dem oberen Karbon Nordamerikas, rekonstruiert. Die vorderen Finger weggelassen, um den Aufbau des vielplattigen Kelches zu zeigen. ⅔ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*)

tungen hin orientiert sind. Bei der sich an Perittocrinus (Fig. 412) aus dem unteren Untersilur von St. Petersburg anschließenden Gattung Porocrinus aus dem Untersilur von Nordamerika sind die kleinen drei-

eckigen Zwickelplatten zwischen den großen Thekalplatten rudimentär geworden, aber die Porenrauten sind auch hier noch erhalten geblieben (Fig. 412).

9. Petalocrinus (Fam. Petalocrinidae; Ordnung Fistulata, Abteilung Pentacrinoidea). Bei dieser eigenartig spezialisierten Gattung aus dem Obersilur Englands, Nordamerikas und Schwedens sind alle Arme zu blumenblattartig verbreiterten flachen Platten umgestaltet, auf denen die gabelförmig verzweigten Armrinnen stehen. Das Tier scheint eine von allen anderen Crinoideen abweichende Lebensweise geführt zu haben (Fig. 395).

10. Rhenocrinus (Fam. Rhenocrinidae; Unterordnung Rhenocrinites, Ordnung Fistulata, Abteilung Pentacrinoidea). In den unterdevonischen Schiefern (Dachschiefern) von Gemünden im Nahetal, Rheinland, treten zart gebaute Crinoideen mit ungegabelten, aber mit

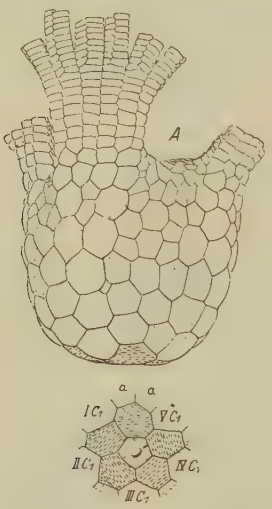


Fig. 411. Thylacocrinus Vannioti Oehl., aus dem Unterdevon Nordfrankreichs. Oben: Kelch von der Seite, mit den Fingeransätzen; unten: Kelchbasis mit dem ungeteilten Basalstück zwischen den ungeteilten (*schraffierten*) Epibasalien. Costalia (vgl. Fig. 406) weiß, Intercostalia und Analia punktiert. *A* = After, *a* = Analia, $IC_1 - VC_1 = 1.—5.$ Costalia der ersten Serie. — ½ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*)

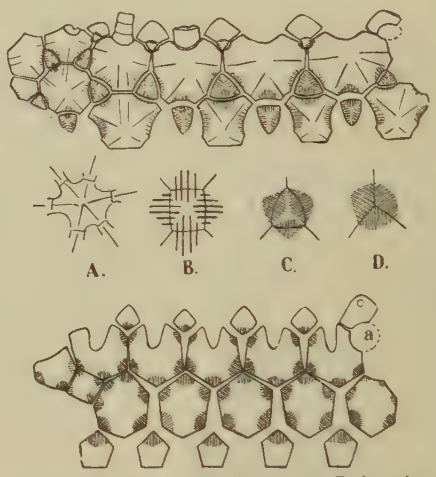


Fig. 412. Diagramm des Kelches von Perittocrinus radiatus Beyr., Untersilur von St. Petersburg (oben) und von Porocrinus aus dem Untersilur Nordamerikas (unten). Fig. A—D stellt die aufeinanderfolgenden Etappen der Plattenfaltung dar; A bei primitivem, B bei spezialisierterem Kelchbau, C bei Perittocrinus, D bei Porocrinus. (Nach *O. Jaekel.*)

zahlreichen kurzen Ästchen (Ramulis) versehenen Armen auf, die einem sehr kleinen Kelch aufsitzen. Der After steht am oberen Ende einer sehr langen und schlanken Analröhre. Wahrscheinlich ist die Ausbildung dieser langen Analröhre als eine Folgeerscheinung des Lebens in ruhigem, tiefem Wasser anzusehen, da durch sie die Verunreinigung des Mundes und der Madreporenplatte vermieden wird (Fig. 401).

11. Timorocrinus (Fam. Timorocrinidae; Unterordnung Poteriocrinites, Ordnung Fistulata, Abteilung Pentacrinoidea). Im Perm der Insel Timor ist ein merkwürdiger Crinoideentypus entdeckt worden, der durch die Entwicklung eines sehr großen Analtubus und die sekundäre Reduktion der Arme gekennzeichnet ist. Der zu einem stumpfen Kegel verlängerte Analtubus trägt auf seiner Außenseite die Afteröffnung, nicht wie sonst in Fällen starker Analröhrenentwicklung an der Spitze derselben; die Arme liegen in Rinnen an der Außenseite des Analtubus (Fig. 413).

12. Encrinus (Fam. Encrinidae; Unterordnung Typica der Ordnung Articulata, Abteilung der Pentacrinoidea). Die Reste dieser Gattung füllen zu ungeheuren Mengen gewisse Schichten des Deutschen Muschelkalkes (Encrinitenkalk), doch treten die ersten Arten der Gattung schon im Karbon auf. Meist sind die Arme der wohlerhaltenen Exemplare geschlossen und die feinen Pinnulae nach innen eingeschlagen (Fig. 414).

13. Pentacrinus (Fam. Pentacrinidae; Unterordnung Typica, Ordnung Articulata, Abteilung Pentacrinoidea). Während sämtliche Pentacrinoideen in der Gegenwart die großen Meerestiefen bis zu 4000 m Tiefe bewohnen, waren sie im Mesozoikum ausgesprochene Flachwassertiere. Der Stiel ist bei einzelnen Arten außerordentlich verlängert (vgl. oben S. 270). Während sie in der Trias noch selten sind, erreichen sie im Lias eine hohe Blüte und erfüllen einzelne Schichten in zahllosen Exemplaren. Unter den bisher gefundenen Platten mit Pentacrinen ist das „Medusenhaupt Schwabens" die berühmteste, die von Pentacrinus subangularis (Fig. 400) gebildet wird, während sich in derselben Schichte auch der prächtige P. briareus findet (Fig. 399). In der oberen Kreide erscheinen die letzten Pentacrinen an den Flachküsten der europäischen Meere.

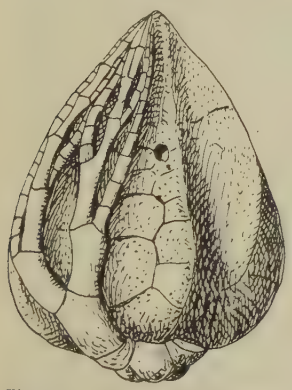


Fig. 413. Timorocrinus mirabilis Wanner. — Perm der Insel Timor. Auf dem Kelche der große birnförmige Analtubus, an dessen Vorderseite die Afteröffnung sichtbar ist; der Arm auf der rechten Kelchseite ist in der Zeichnung weggelassen. (Nach *O. Jaekel.*)

14. Uintacrinus (Fam. Uintacrinidae; Unterordnung Libera, Ordnung Articulata, Abteilung Pentacrinoidea). Diese stiellose Form bedeckt zu Tausenden gewisse Schichten der oberen Kreide Nordamerikas (Niobrarakreide von Kansas). Die Arme sind sehr lang, der Kelch kugelig. Das Tier muß eine freischwimmende Lebensweise, ähnlich wie die Medusen, geführt haben und wurde in Scharen durch Strömungen vertragen, woraus sich die lokale Anhäufung in der nordamerikanischen Kreide erklärt. Auch in der oberen Kreide Europas sind Arten dieser Gattung gefunden worden (Fig. 415).

Fig. 414. Encrinus liliiformis Mill., Muschelkalk (mittlere Trias) von Braunschweig.

15. Torynocrinus (Fam. Sclerocrinidae; Unterordnung Compacta, Ordnung Articulata, Abteilung Pentacrinoidea). Diese vom oberen Jura bis zur unteren Kreide Europas verbreitete Gattung erweist sich durch die Reduktion des Stieles, die Verschmelzung seiner Glieder zu einem ungegliederten Stamm und die Spezialisierung der Arme, die seitlich gestellt sind und faustartig geschlossen werden konnten, als eine an das Riffleben angepaßte Type. Der Kelch hat weitgehende Reduktionserscheinungen aufzuweisen (s. oben S. 268. Fig. 392).

16. Eugeniacrinites (Fam. Eugeniacrinidae; Unterordnung Compacta). Auch diese Gattung ist hoch spezialisiert und einseitig an das Leben auf stark brandenden Riffen angepaßt. Die Brachialia konnten gegeneinander zu einer blumenknospenartigen Kapsel zusammengelegt und die freien Armenden eingerollt werden (Fig. 391).

17. Cyathidium (Fam. Holopodidae, Unterordnung Compacta). Auch diese Gattung ist an dieselbe Lebensweise wie die beiden vorhergehenden angepaßt. Hier ist der Stiel gänzlich verloren gegangen, und das Tier saß mit dem Kelch unmittelbar den Wänden der Riffklüfte auf, ebenso wie sein noch lebender Verwandter Holopus aus Westindien (Fig. 393).

18. Sagenocrinus (Fam. Sagenocrinidae; Unterordnung Taxocrinites, Ordnung Articulosa, Abteilung Pentacrinoidea). Bei dieser Gattung ist ebenso wie bei ihren Verwandten der Kelch sekundär vergrößert worden, so daß ein Typus entstanden ist, der auffallend an den gewisser Cladocrinoidea erinnert. Die Ähnlichkeit ist jedoch nur eine äußerliche, da es sich in den Interbrachialien, die zwischen die Arme eingeschaltet sind, nicht um primäre Kelchplatten handelt, sondern um Neubildungen. Die Gattung ist im Obersilur Englands und Nordamerikas gefunden worden (Fig. 397).

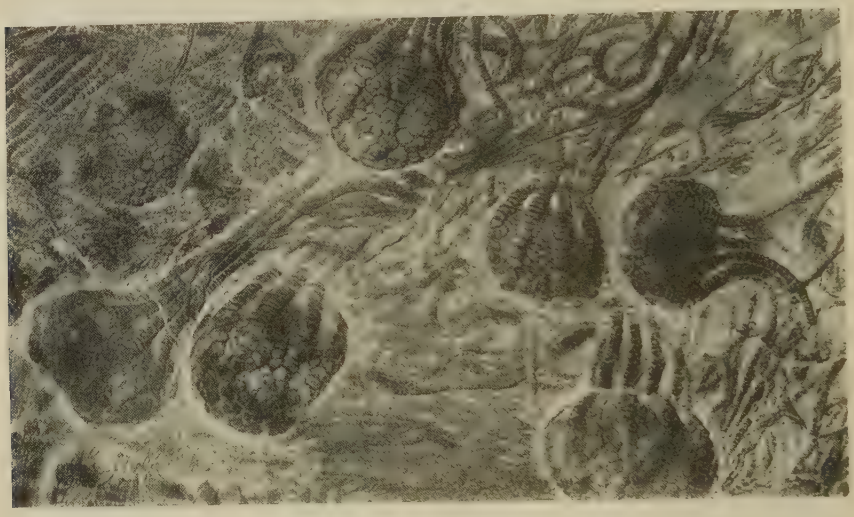


Fig. 415. Uintacrinus socialis Grinn., Oberkreide (Niobrara-Schichten) von Kansas, in $^1/_3$ nat. Gr. Orig. im Senckenberg-Museum zu Frankfurt a. M.

19. Cupressocrinus (Fam. Cupressocrinidae; Ordnung Reducta, Abteilung Pentacrinoidea). Diese Gattung ist wahrscheinlich ein Nachkomme der Fistulaten und durch den Besitz von dicken, ungeteilten Armen gekennzeichnet. Die Wurzel, der Stiel selbst sowie der Armkranz zeigen analoge Anpassungen an das Riffleben wie in der Gruppe der Compacta, mit denen jedoch die Gruppe der Reducta nur durch Konvergenz verbunden erscheint. Die Gattung ist im Mitteldevon Deutschlands häufig (Fig. 394).

20. Synchirocrinus (Fam. Calceocrinidae; Unterordnung Calceocrinites, Ordnung Turbata, Abteilung Pentacrinoidea). Der Stiel dieser eigenartigen Type lag dem Boden der Riffe, die von diesen Tieren bewohnt wurden, auf und stand nicht frei in die Höhe wie bei der Mehrzahl der übrigen Seelilien. Die Arme konnten ähnlich wie bei Torynocrinus seitlich umgeklappt werden, doch erfolgte die Lösung dieser dem Tiere gestellten Aufgabe hier in anderer Form. Bei den älteren Gattungen der Familie fehlt bereits der fünfte Arm, dann folgt auch der vierte, und es bleiben nur der erste und dritte Arm übrig, welche die Ernährung des

Tieres durchzuführen haben, während der zweite Arm zu einem Schutzapparat der beiden einzigen noch funktionellen Arme umgestaltet ist.

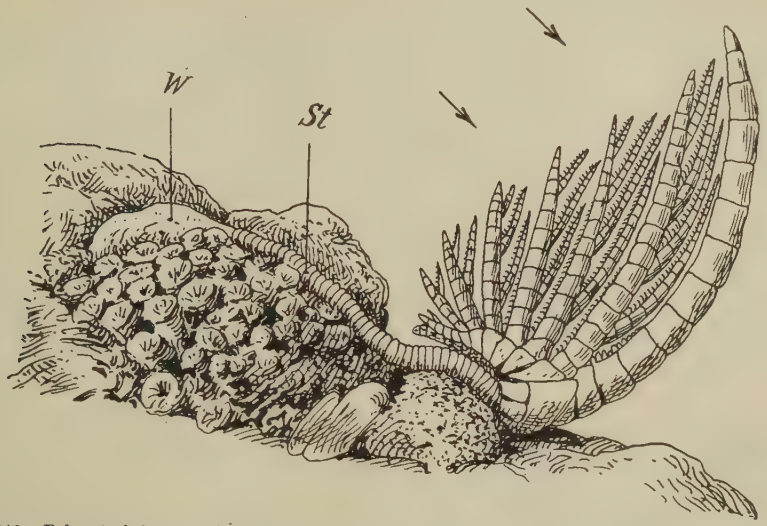


Fig. 416. Rekonstruktion von Synchirocrinus anglicus Jkl., aus dem Obersilur Englands. — Das Tier ist in seiner Normalstellung mit seinem dem Boden eines Riffes aufliegenden Stiele dargestellt; die Pfeile deuten die Strömungsrichtung und damit die Richtung der Nahrungszufuhr an. — Vergr. 4:1. *St* = Stiel, *W* = Wurzel. (Nach *O. Jaekel.*)

Die Gattung Synchirocrinus ist vom Obersilur bis zum Devon bekannt, ihre Verwandten lebten vom Untersilur bis zum Unterkarbon (Fig. 416).

21. Saccocoma (Fam. Saccocomidae; Unterordnung Hyocrinites, Ordnung Costata, Abteilung Pentacrinoidea). Diese sehr kleine, nur aus dem oberen Jura Bayerns (lithographische Schiefer) sowie aus gleichalten Schichten Englands bekannte Gattung war gänzlich stiellos und führte zweifellos eine planktonische Lebensweise. Die Armglieder sind beiderseits mit runden Lappen besetzt, die dem Tiere das Schweben erleichterten. Daß die Arme, wie Jae-

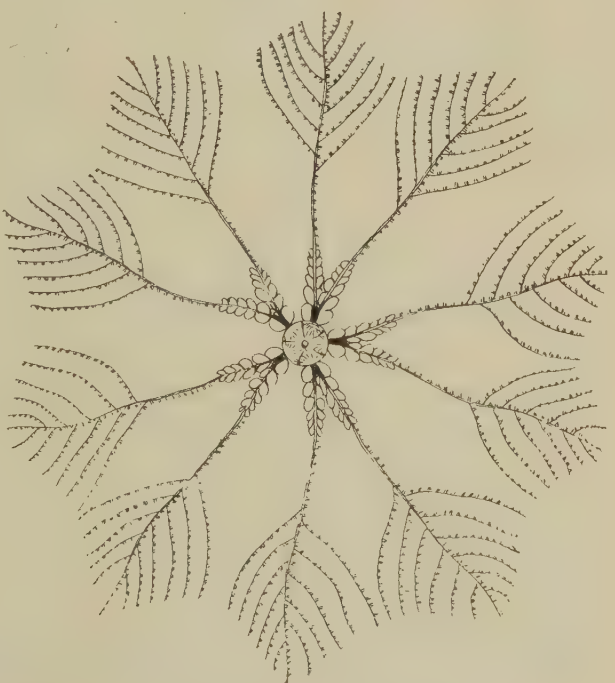


Fig. 417. Saccocoma tenella Goldf. — Tithon von Eichstätt in Bayern. Vergr. 3:1. (Nach *O. Jaekel*, abgeändert.)

kel annimmt, durch einen Hautschirm miteinander verbunden waren, ist unwahrscheinlich (Fig. 417).

Zweite Unterklasse: Cystoidea.

Die Cystoideen bilden eine eigenartig spezialisierte Gruppe der Pelmatozoen, die sich vor allem dadurch von den Crinoidea unterscheidet, daß der beutelförmige Kelch („Theca") keine abgeschlossene Kelchdecke trägt, die der Dorsalkapsel aufsitzt, so daß die Arme, hier „Brachiolen" genannt (Fig. 421) am Munde enden. Meist sitzt der Kelch einem Stiele auf, der am Meeresboden verankert war; nur in seltenen Fällen ist der Stiel reduziert oder ganz verloren gegangen. Niemals erreicht jedoch der Stiel bei den Cystoideen eine so bedeutende Länge wie bei vielen Crinoideen, obwohl er mehrere Dezimeter lang werden kann.

Während bei den Crinoideen die Ambulakralreihen stets in der Fünfzahl auftreten, ist bei den Cystoideen ihre Zahl mitunter bis auf zwei reduziert, wie dies bei den Pleurocystiden der Fall ist. Gleichzeitig erscheint jedoch die Theka zweiseitig abgeflacht und wir müssen diese Form als eine Folge der Lebensweise betrachten; die Theka der Pleurocystiden lag allem Anschein nach dem Meeresboden flach auf, so daß es hier innerhalb des Kreises der Cystoideen zu einer Anpassungsform kam, wie sie für die Carpoideen bezeichnend ist, die mit den Pleurocystiden in keinem engeren verwandtschaftlichen Verhältnisse stehen, sondern nur durch Konvergenzen verbunden sind.

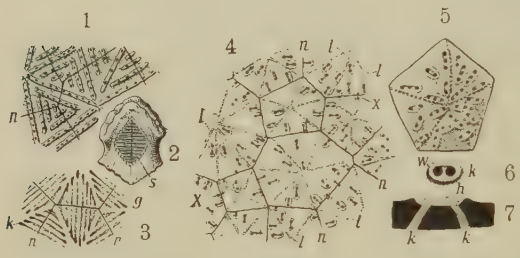


Fig. 418. Porensysteme der Cystoideentafeln. 1 Porenrauten von Stichocystis (Caryocystis) geometrica Ang.; je ein Dichoporus liegt in einem erhöhten Wall; die Porenfalte ist bis auf eine Anzahl kleiner Poren geschlossen; 2 Porenraute mit offenen Porenschlitzen (♂) von Chirocrinus; 3 Porenrauten von Caryocystis mit sichtbaren Porengängen; 4 Kelchtafeln von Glyptosphaera Leuchtenbergi Ang.; durch die eingezeichneten Linien *l* soll die Anordnung der Doppelporen zu Rauten angedeutet werden; 5 Tafel von Protocrinus, zum Teil sind 3 Poren durch einen Wall zusammengefaßt; 6 unwallte Doppelpore von Mesocystis, Außenansicht; 7 Schnitt durch eine Doppelpore. *g* Porengang, *h* Porenhof, *k* Porenkanal, *l* Rautengrenze, *n* Tafelgrenze, *s* Porenschlitz, *w* Porenwall, *x* Doppelpore auf 2 benachbarten Tafeln. (Nach *Jaekel*, aus *Steinmann*.)

Zu den wesentlichsten Merkmalen der Cystoideen gehört die Struktur der Kelchplatten (Fig. 418). Bei den meisten Cystoideen ist eine dicke innere Skelettschichte („Stereothek") und über dieser eine dünne äußere, epidermale Schichte zu unterscheiden, während bei den Carpoideen und Thecoideen die Kelchplatten aus einer einheitlich strukturierten Schichte bestehen. Die dickere Innenschichte ist von mehr oder weniger senkrecht zur Außenfläche verlaufenden Kanälen durchsetzt, die entweder blind unter der Epidermis enden oder sie in Poren durchbrechen. Die Mündungsporen je zweier benachbarten Kanäle stehen in der Regel durch eine Verbindungsfurche auf der Außenfläche der Thekaplatten miteinander in Verbindung, es können aber auch je drei solcher Poren durch ein gemeinsames Längsgrübchen vereinigt sein. Diese Doppelporen oder „Diploporen" stehen bald unregelmäßig, bald sehr regelmäßig über den Kelch verstreut und sind für die nach ihnen benannte Gruppe der Diploporita bezeichnend. Eine andere Ausbildungsform der Poren ist bei einer zweiten Gruppe der Cystoideen zu beobachten. Hier liegen entweder zahlreiche Poren in einer geraden Reihe, oder es sind nur zwei ziemlich weit voneinander abstehende Poren

durch einen Wall oder Falte miteinander zu einem „Dichoporus“ verbunden, und zwar stets derart, daß dieser Dichoporus („Porenfalte“) zwei Platten überquert und die zu einem Dichoporus gehörenden Endporen auf zwei benachbarten Platten liegen. Die Dichoporen sind in Gruppen von parallelen Streifen zu einer rhombischen Figur vereinigt, deren eine Diagonale durch die Grenze der beiden Kelchplatten gebildet wird. Diese Rhomben oder „Porenrauten“ sind für die zweite Gruppe der Cystoidea sehr bezeichnend, die deshalb als die Ordnung der Dichoporita (= Rhombifera) unterschieden wird. Die physiologische Bedeutung dieser Poren ist gänzlich unbekannt. Sie werden in der Regel als Hydrophoren, von anderen Forschern aber auch als Hydrospiren bezeichnet. Die Hydrophoren der Diploporiten und Dichoporiten sind nicht mit Sicherheit den Hydrospiren der Blastoideen gleichzustellen und werden daher besser unter einem anderen Namen unterschieden. Die Ausbildung der Hydrophoren der Diploporita und Dichoporita, die zusammen als die Gruppe der Hydrophorida umgrenzt zu werden pflegen, ist jedenfalls eine ganz andere als das sehr eigentümlich spezialisierte Hydrospirensystem der Blastoideen, und je nach der theoretischen Auffassung der verschiedenen Bearbeiter dieser Gruppen werden die Beziehungen zwischen den Dichoporiten und Diploporiten einerseits und den Blastoideen andererseits als engere oder weitere aufgefaßt. Von Wichtigkeit für die Beantwortung der Frage scheint die Tatsache zu sein, daß die primitiveren Blastoideen in der Anordnung der Hydrospiren (vgl. unten) eine gewisse Ähnlichkeit mit den Porensystemen der Cystoideen s. s. aufweisen, und daher ist es wohl wahrscheinlich, daß die Blastoideen einen eigenartig spezialisierten Seitenzweig eines einheitlichen Stammes darstellen, der unter dem Sammelbegriff der Cystoidea zusammengefaßt werden kann.

Eine weitere Eigentümlichkeit der Blastoideen ist die auffallend regelmäßige Pentamerie des ganzen Kelches, der infolgedessen einer regulär gebauten Kapselfrucht einer Pflanze überraschend ähnlich wird. Es scheint jedoch, daß diese Unterschiede kaum ausreichen, um eine zu weitgehende Sonderstellung der Blastoidea im System der Pelmatozoen zu rechtfertigen und daß die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Diploporita und Dichoporita einerseits und den Blastoidea andererseits dadurch besser zum Ausdruck gelangen, wenn alle drei Gruppen in eine systematische Einheit, in die der „Cystoidea“, zusammengefaßt werden, als wenn wir die Blastoidea als eine besondere Unterklasse unterscheiden, zumal Übergangsformen (s. unten) vorzuliegen scheinen.

Die Organisation der Blastoideen ist trotz der eigenartigen Spezialisation des Hydrospirensystems im Bereiche der Ambulakralregion im großen und ganzen dieselbe wie die der übrigen Cystoideen; es waren zumeist gestielte, auf dem Meeresboden festgewachsene Formen, deren Arme sehr zart und schwach waren und nur (bei einzelnen Hydrophorita) mitunter bedeutendere Längen erreichten. Die Geschichte dieser ganzen Gruppe der Pelmatozoen ist nach den bisherigen Fossilfunden ausschließlich auf das Paläozoikum beschränkt; die Formenmannigfaltigkeit ist zwar groß, bewegt sich aber doch in den durch die konservative Lebensweise gesteckten Grenzen. Nur wenige Formen haben den Stiel verloren und dabei eigenartige Modifikationen des Kelchbaues und der Ambulakralfelder erlitten, wie z. B. Eleutherocrinus (Fig. 438) und Zygocrinus (Fig. 439).

1. Ordnung: Diploporita.

Die Doppelporen sind entweder auf bestimmte Platten beschränkt oder ganz regellos über die Außenfläche der kugeligen, sack- oder birnenförmigen Kelche verteilt. Die Kelchbasis ist vierteilig, der Stiel oft rückgebildet. Die Brachiolen stehen in den fünf Ambulakralfeldern entweder regelmäßig angeordnet, oder sie sind um den Mund zusammengedrängt. Der After liegt im oberen Dritteile der Theka in einem Interambulakralfeld. Die Körperformen und Anpassungstypen der Diploporiten schwanken in ziemlich weiten Grenzen.

1. Asteroblastus (Fam. Asterocystidae). Der gestielte, große Kelch trägt fünf breitdreieckige blattförmige Ambulakralfelder; die Zahl der Zwischenplatten ist gering. Unteres Untersilur Esthlands und Rußlands (Fig. 419).

2. Mesocystis (Fam. Mesocystidae). Die Theka erinnert in ihrer Gesamtform an eine Bischofsmütze und trägt fünf schmale, bis zur eingedrückten Basis herabziehende Ambulakralreihen. Die kleinen, unregelmäßig verstreuten Durchbohrungen der Kelchtafeln seitlich vom After (*M* links von *As* in Fig. 420) sind möglicherweise Bohrgänge von Parasiten. Sehr selten im Untersilur von St. Petersburg.

3. Proteroblastus (Fam. Estonocystidae). Die zitronenförmige Theka wird von großen,

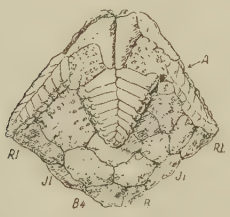


Fig. 419.

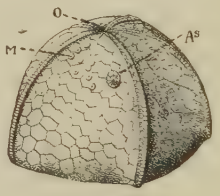


Fig. 420.

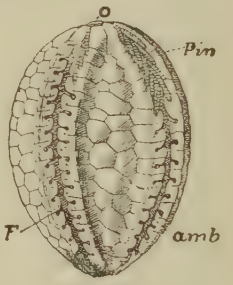


Fig. 421.

Fig. 419. Asteroblastus regularis Jaekel, unteres Untersilur von St. Petersburg. (Nach *O. Jaekel.*)

Fig. 420. Mesocystis Pusirewskii Hoffm., Untersilur, St. Petersburg. (Nach *Hoffmann* u. *Nikitin.*) *As* = After, *O* = Mund, *M* = vereinzelte Perforationen.

Fig. 421. Proteroblastus Schmidti Jaekel, aus dem Untersilur Estlands. *o* = Mund, *Pin* = Brachiolen, die in Facetten *F* auf Täfelchen mit Doppelporen einlenken; *amb* = Ambulakralfeld. (Nach *O. Jaekel.*)

irregulären Platten gebildet; die fünf von Längsrippen begleiteten Ambulakralreihen tragen alternierend Facetten für die Brachiolen, deren Zahl eine beträchtliche ist. Nur die brachiolentragenden Platten tragen Doppelporen; der Kelch ist gestielt. Untersilur Esthlands (Fig. 421).

4. Protocrinus (Fam. Protocrinidae). Die apfelförmige Theka ist in der Jugend gestielt, im Alter ungestielt und trägt fünf unregelmäßige, von der pentameren Symmetrie abweichende Ambulakralreihen, die nur mit einer geringen Zahl von Brachiolen besetzt sind. Die Ambulakralrinnen laufen in kurze Seitenäste aus. Untersilur Esthlands usw. (Fig. 422).

5. Glyptosphaera (Fam. Glyptosphaeridae). Die apfelförmige Theka ist kurzgestielt und trägt fünf irregulär verlaufende Ambulakralrinnen mit wenigen unregelmäßigen Abzweigungen, an deren Enden sich kurze Brachiolen erheben, die somit auf der Kelchoberfläche ganz unregelmäßig verstreut stehen. Die Afteröffnung liegt interradial und ist groß. Zwischen ihr und der durch fünf unregelmäßig polygonale oder dreieckige Platten verschlossenen Mundöffnung liegen eine Madreporenöffnung und eine Genitalöffnung. Untersilur Europas (Fig. 423).

6. Proteocystites (Fam. Sphaeronidae). Die ungestielte Theka ist mit der Unterseite festgewachsen; die fünf ganz unregelmäßig verlaufenden Ambulakralrinnen teilen sich schon knapp beim Munde in viele kleine Äste, die an ihren Enden Brachiolen tragen, die somit im Umkreis der Mundöffnung ganz irregulär verteilt sind. Bei der verwandten Gattung Eucystis sind die Ambulakralrinnen unverzweigt. Proteocystis ist aus dem Unterdevon Europas bekannt (Fig. 424).

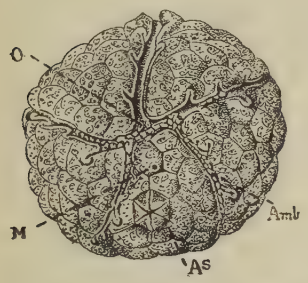


Fig. 422. Protocrinus oviformis, Untersilur (Ordovician) Rußlands von der Oralseite gesehen, etwas mehr als nat. Gr. *M* = Hydroporus, *As* = After, *Amb* = Ambulakralreihe, *O* = Mundöffnung. (Nach *Volborth*.)

7. Aristocystites (Fam. Aristocystidae). Die Theka dieses stark spezialisierten Diploporiten ist ungestielt, asymmetrisch und erinnert in der Gesamtform an eine Feige.

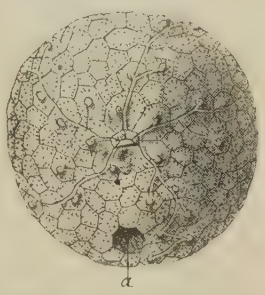


Fig. 423. Glyptosphaera Leuchtenbergi Ang., aus dem Untersilur von Pulkowa bei Petersburg, von oben gesehen. — $^2/_3$ nat. Gr. — *a* = After. (Nach *O. Jaekel*.)

Das Unterende der Theka war festgewachsen, z. B. auf einem Schneckengehäuse, wie Fig. 425 zeigt. Die Reduktion der Ambulakralreihen ist weit vorgeschritten; ihre Zahl ist bis auf zwei gesunken. Auch die Zahl der Brachiolen ist bis auf zwei gesunken, wie bei dem den Dichoporiten angehörenden Pleurocystites (Fig. 430). Aristocystis ist aus dem Untersilur (D_2) Böhmens und Burmas bekannt (Fig. 425).

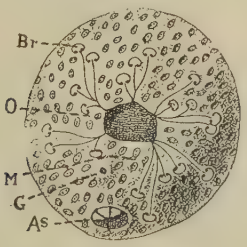


Fig. 424. Proteocystites flava Barr., aus dem Unterdevon Böhmens. *As* = After, mit dreieckigen Verschlußtafeln, *G* = Genitalöffnung, *M* = Madreporit, *O* = Mundöffnung, *Br* = Gelenkfacetten für die Brachiolen, die hier ganz unregelmäßig verteilt sind. (Nach *F. A. Bather*.)

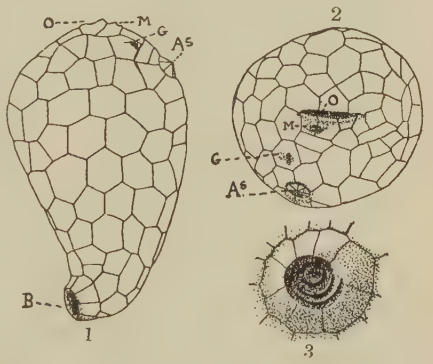


Fig. 425. Aristocystites bohemicus Barr., aus dem böhmischen Untersilur. 1: Seitenansicht, 2: Oralseite, 3: Basis, mit dem Eindrucke einer Schneckenschale, auf der das Tier festsaß. *As* = After, *B* = Basis, *G* = Genitalporus, *M* = Hydroporus bei der Mundöffnung *O*. — Fig. 1 in $^1/_2$, 2 und 3 in $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *J. Barrande* aus *F. A. Bather*.)

2. Ordnung: Dichoporita.

Das wesentlichste Merkmal der Angehörigen dieser Ordnung besteht in dem Verlaufe und der Anordnung der meist rautenförmig umgrenzten Porenfelder, welche sich stets auf zwei benachbarte Platten gleichmäßig verteilen und im Falle der Rautenform des Porenfeldes so durch die Grenze beider Platten durchschnitten werden, daß eine Diagonale der Raute mit der Plattengrenze zusammenfällt (z. B. Fig. 427).

Auch die Dichoporita umfassen zahlreiche verschiedene Typen, die sämtlich eine sessile Lebensweise führten; ein Teil der hier zu ver-

einigenden Formen ist gestielt, ein anderer stiellos, und zwischen regulären Kugelformen wie Echinosphaera und dem stark abgeflachten Pleurocystites bestehen ebenso zahlreiche Übergänge wie hinsichtlich der Zahl und Ausbildung der Brachiolen, der Größe der Afteröffnung usw. Die Dichoporita beginnen mit Lichenoides im mittleren Kambrium Böhmens (Fig. 426), der jedoch von O. Jaekel (1918) zu den Eocrinoidea gestellt und als eine Ahnenform der Crinoideen betrachtet wird; die letzteren sicheren Vertreter des Stammes sind aus dem oberen Silur bekannt (die Stellung des devonischen Tiaracrinus ist noch unsicher).

1. Lichenoides (Fam. Lichenoidae). Der Kelch besteht aus wenigen großen, bauchig gewölbten Tafeln, deren Grenzen von parallelen Porenfalten überbrückt sind. Die Kelche waren stiellos und saßen wahrscheinlich frei dem Meeresboden auf; die Brachiolen sind wenig zahlreich

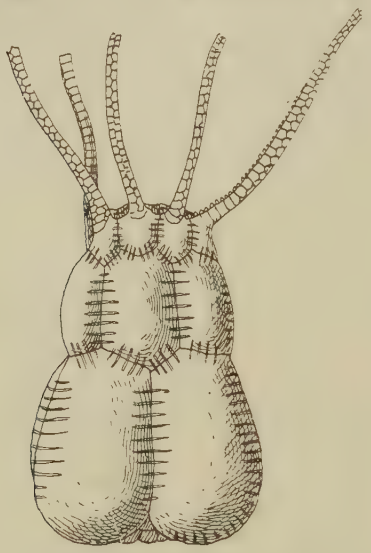


Fig. 426. Lichenoides priscus Barr., aus dem Mittelkambrium Böhmens, ungefähr 4mal vergr. (Nach *O. Jaekel.*)

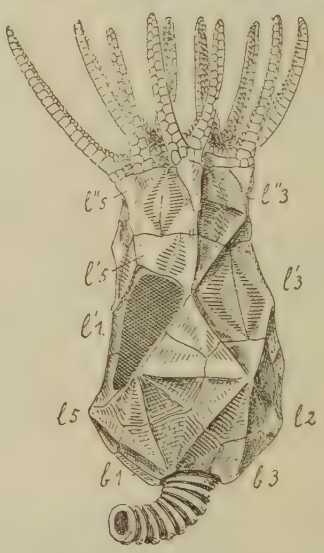


Fig. 427. Chirocrinus insignis Jaekel, eine dichoporite Cystoidee aus dem unteren Untersilur (Vaginatenkalk) von St. Petersburg. ¾ nat. Gr. *b* = Basalia (1. und 3.), *l* = Infralateralia (2. und 5.), *l'* = Mediolateralia (1., 3. und 5.), *l''* = Radiolateralia (3. und 5.). Links die große, durch Schraffen bezeichnete Afterlücke; zahlreiche Porenrauten. (Nach *O. Jaekel.*)

und stehen kranzartig um die Mundöffnung gruppiert. Mittleres Kambrium Böhmens (Fig. 426).

2. Chirocrinus (Fam. Chirocrinidae). Die Angehörigen dieser untersilurischen Familie besitzen eine unregelmäßig gestaltete, namentlich in der Analregion etwas verzerrte Theka, deren Basis von vier Tafeln gebildet wird, über welcher vier weitere Plattenkränze folgen, deren oberster die einfachen, kurzen Brachiolen trägt. Die Porenrauten sind unregelmäßig verteilt. Tiefstes Untersilur Nordeuropas (Fig. 427).

3. Cystoblastus (Fam. Cystoblastidae). Die Cystoblastiden bilden die der regelmäßigen Pentamerie am nächsten kommende Gruppe der Dichoporita. Die Theka ist kugelförmig, die Ambulakralfelder auf die obere Halbkugel beschränkt und mit zahlreichen Brachiolen oder Fingern besetzt, die zu beiden Seiten der Ambulakralrinne reihenförmig angeordnet sind. Die Ränder der Ambulakralfelder werden von Platten begrenzt, die halbe Porenrauten tragen. Der After liegt an der Grenze des zweiten und dritten Thekalplattenkranzes. Mittleres Untersilur Esthlands (Fig. 428).

4. Echinoencrinus (Fam. Scoliocystidae). Die Theka ist nach oben zu verjüngt und trägt am Scheitel wenige den Mund umstehende Brachiolen; der vorspringende After ist weit nach unten gerückt und relativ klein. Die Kelchtafeln sind mit in regelmäßigen Drei-

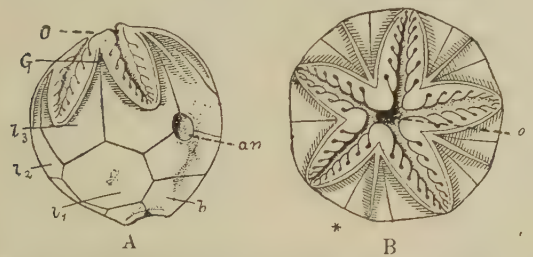


Fig. 428. Cystoblastus Leuchtenbergi Volb. Untersilur; St. Petersburg. A = laterale, B = orale Ansicht. *an* = After, *b*]=Basalia, l_{1-3} = Lateralia, *g* = Genitalporus, *o* = Mund; in B zeigt * die Lage des Afters an.

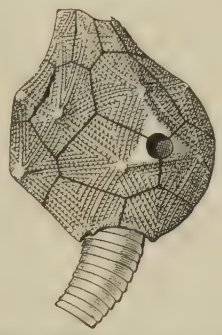


Fig. 429. Kelch und oberes Stielende von Echinoencrinus Senckenbergi H. v. Mey., Untersilur von St. Petersburg. Afteröffnung relativ klein, rundlich. (Nach *O. Jaekel.*)

ecken sich zusammenschließenden Leisten verziert. Der Kelch ist gestielt. Untersilur (Fig. 429).

5. Pleurocystites (Fam. Pleurocystidae). Die Theka ist sehr flach infolge starker lateraler Kompression, und zwar lag der abgeflachte Kelch wahrscheinlich dem Meeresboden auf, wofür außer seiner Gestalt auch die stets beobachtete starke Biegung des Stielendes spricht. Die Täfelung der (physiologischen) Ventral- und Dorsalseite des Kelches ist verschieden. Der allgemeine Habitus erinnert stark an jenen der Carpoideen. Das Afterfeld nimmt fast die ganze Ventralseite der Theka ein und ist mit kleinen Platten getäfelt. Die gewölbtere, großplattige Kelchhälfte entspricht wohl der (physiologischen) Dorsalseite des Kelches. Am Vorderende der Theka stehen nur zwei Brachiolen. Mittleres Untersilur, Nordamerika (Fig. 430).

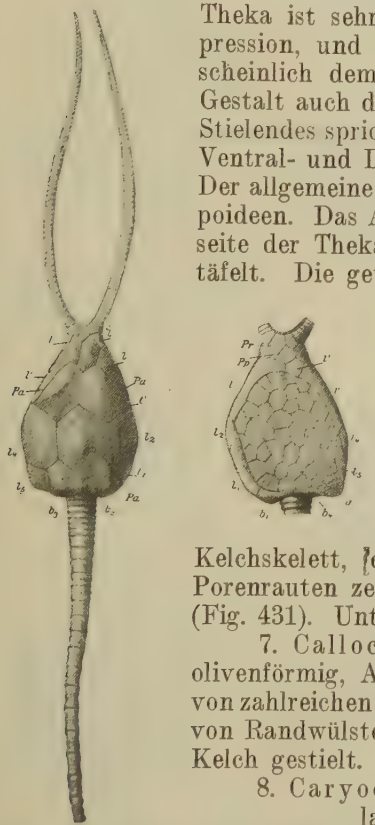


Fig. 430. Pleurocystites filitextus Billings, aus dem Untersilur von Ottawa, Kanada. Links von der Oberseite, rechts von der Analseite gesehen Nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*)

6. Glyptocystites (Fam. Callocystidae). Gestielt, Stiel spitz endend. Theka olivenförmig, After groß, Ambulakralfelder ungegabelt. Das Kelchskelett, dessen Diagramm die Anordnung der Porenrauten zeigt, umfaßt zahlreiche reguläre Tafeln (Fig. 431). Untersilur Kanadas.

7. Callocystites (Fam. Callocystidae). Theka olivenförmig, Ambulakralfelder zum Teil gegabelt und von zahlreichen kurzen Brachiolen begleitet. Drei große, von Randwülsten umsäumte Porenrhomben vorhanden, Kelch gestielt. Obersilur Nordamerikas (Fig. 432).

8. Caryocystites (Fam. Caryocystidae). Theka langgestreckt, unregelmäßig gurkenförmig, Kelchtafeln in zahlreichen Kränzen angeordnet, die untersten beiden Plattenreihen fünfeckig, die oberen irregulär

sechseckig, mit sechsstrahligem Faltenstern; jede Kelchtafel mit Porenrauten. Stiel hohl, dünn. Untersilur (Fig. 433).

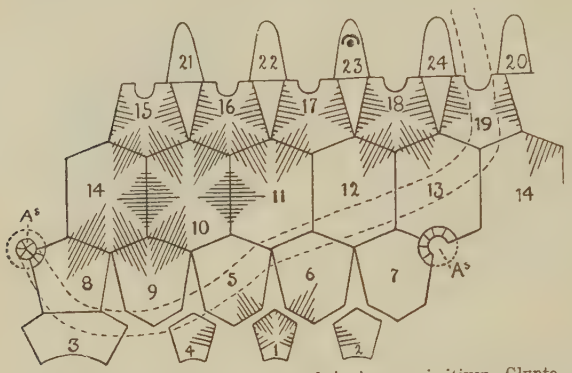


Fig. 431. Verteilung der Porenrauten bei einem primitiven Glyptocystiden. Kelchtafeln in eine Ebene projiziert. Tafel 23 enthält den Hydroporus und Gonoporus, *As* = After, in den der punktiert dargestellte Darmkanal mündet. (Nach *F. A. Bather.*)

9. Echinosphaera (Fam. Echinosphaeridae). Theka kugelig, entweder mit kurzem, hohlem Stiel oder ungestielt. Ambulakralfelder sehr kurz, Brachiolen dicht der Mundöffnung unmittelbar genähert, in ihrer Zahl um drei schwankend und der Zahl der Ambulakralrinnen entsprechend, zuweilen auf zwei reduziert. Theka aus mehreren hundert irregulären Tafeln aufgebaut. Im „Echinosphäritenkalk" des baltischen Untersilurs sehr häufig und auch im Moränenschutt des norddeutschen Inlandeises nicht selten zu finden (Fig. 434).

3. Ordnung: Blastoidea.

Unter allen Pelmatozoen finden wir bei den Blastoideen den pentameren Bau am regelmäßigsten entwickelt. Der Kelch ist meist knospen- oder melonenförmig und erinnert häufig an Nelkenfrüchte. Die Theka ist meist gestielt, nur selten (z. B. Eleutherocrinus) ungestielt und wird aus drei übereinanderliegenden Plattenkränzen aufgebaut. Drei Tafeln (Basalia) setzen die Kelchbasis zusammen; über ihnen folgen fünf Radialia, die bei den Blastoideen als „Gabelstücke" bezeichnet werden, weil sie jede Am-

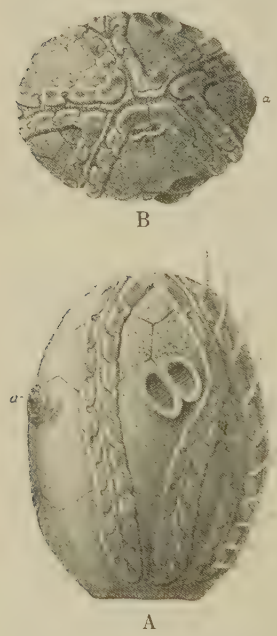


Fig. 432. Callocystites Jewetti Hall, aus dem Obersilur von Lockport, Nordamerika (New York). A = von der Seite, B vom Scheitel gesehen, in $^3/_2$ nat. Gr. — *a* = After. (Nach *O. Jaekel.*)

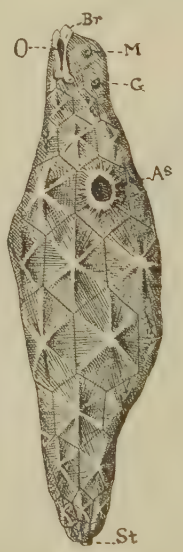


Fig. 433. Caryocystites Angelini Haeckel, aus dem mittleren Untersilur Schwedens; Abkürzungen wie in Fig. 434. *Br* = Ansatzstelle der Brachiolen. *G* = Genitalporus. (Nach *Angelin.*)

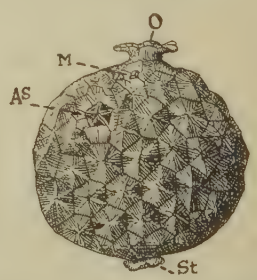


Fig. 434. Echinosphaera aurantium Gyll., aus dem Untersilur Esthlands, in ¾ nat. Gr. *As* = After, *O* = Mundöffnung, *M* = Hydroporus, *St* = Anheftungsstelle. (Nach *Volborth.*)

bulakralrinne von unten her gabelförmig umfassen; der obere, dreieckige, nach oben spitz zulaufende Teil des Interambulakralfeldes wird von den Deltoidea ausgefüllt, im ganzen somit fünf, so daß 13 Thekalplatten (3 Basalia, 5 Gabelstücke und 5 Deltoidea) die Theka aufbauen. Zwischen den fünf Deltoidea liegt die kleine pentagonale Mundöffnung, welcher der After stark genähert ist, der in einer Deltoidplatte liegt. Zuweilen kann eine kurze Afterröhre (Proboscis = Analtubus) ausgebildet sein.

Vom Munde aus ziehen fünf in regelmäßiger Entfernung voneinander stehende Ambulakralrinnen über den Kelch hinab. Sie weisen einen von allen anderen Echinodermen abweichenden Bau auf, weshalb die Blastoideen häufig als eine von den Cystoideen gesonderte Unterklasse betrachtet werden.

Von der Mundöffnung aus erstreckt sich in der Achse des Ambulakralfeldes eine zungenförmige Platte, das Lanzettstück, das von einem zentralen Kanal der Länge nach durchbohrt wird. Jeder dieser fünf Kanäle mündet in der Mundregion in einen ringförmigen Verbindungskanal. Über den zentralen Längskanal des Lanzettstückes zieht die mediane Ambulakralfurche herab, von der Seitenrinnen ausstrahlen, die von kleinen Deckplatten überdeckt werden. Die Deckplättchen stehen wechselzeilig (alternierend) und lassen an ihren

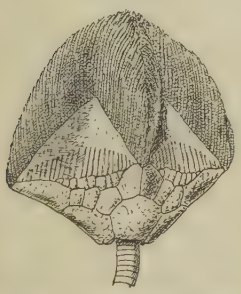


Fig. 435. Blastoidocrinus carchariaedeus Bill., aus dem Untersilur von Kanada, in nat. Gr., Rekonstr. (Nach *O. Jaekel.*)

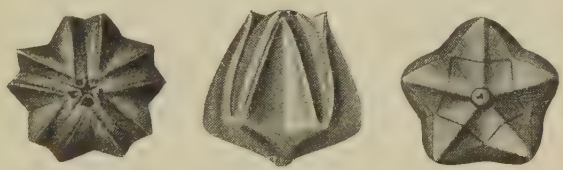


Fig. 436. Pentremites sulcatus Roem., aus dem Karbon Nordamerikas, von der Mundseite, der Seite und der Unterseite gesehen, in $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *E. Wood.*)

Enden, zwischen sich, je eine Pore frei, während vor diesen und auf den Deckplatten selbst die Ansatzstellen für die Finger oder Pinnulae liegen. Die Seitenbegrenzung der Poren wird von den Porenplättchen gebildet, die somit die Verbindung zwischen den Deckplättchen und den Deltoidea bzw. den Gabelstücken herstellen.

In den Feldern zwischen je zwei Ambulakralreihen verlaufen bei den primitiveren Gattungen der Blastoideen schlitzartige Vertiefungen, die sich im Querschnitte durch ein Interambulakralfeld als faltenartige Einstülpungen erweisen. Diese Schlitze werden als Hydrospiren bezeichnet. Sie setzen ohne Unterbrechung von den Deltoidplatten auf die Gabelstücke über, wie dies z. B. bei der Gattung Codaster (Fig. 440) der Fall ist. Nur im Interambulakralfeld, in dem der After liegt, fehlen diese Hydrospiren, also im Felde zwischen dem vierten und fünften Radius (vgl. S. 257). Die Zahl der Hydrospirenfalten beträgt 1—8: bei den höher spezialisierten Gattungen liegen sie nicht mehr in den Interambulakralfeldern, sondern sind unter die Ambulakralrinnen verschoben, so z. B. bei Pentremites (Fig. 437). Diese röhrenartigen, den Ambulakralfeldern parallelen Hydrospiren vereinigen sich zu einem Längskanal, der sich zu beiden Seiten der Ambulakralrinne hinzieht und neben dem

Munde mit einer größeren Öffnung, dem sogenannten Spiraculum, endet. Auf jeden Ambulakralabschnitt entfallen somit zwei derartige Kanäle, aber es kann auch eine Vereinigung von je zweien eintreten, so daß nicht zehn, sondern nur fünf Spiracula bei der Mundöffnung ausmünden.

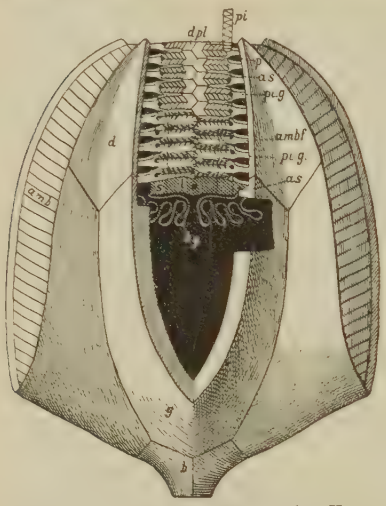


Fig. 437. Pentremites Godoni Defr., Unterkarbon Nordamerikas. Kelch; das zugekehrte Ambulakralfeld unten weggeschnitten, nach oben mehr und mehr mit zugehörigen Skelettelementen bedeckt. *amb* = Ambulakralfeld, *ambf* = Ambulakralfurche, *as* = äußere Seitenplättchen, *b* = Basalia, *d* = interradiale Deltoidea, *dpl* = Deckplättchen, *g* = radiale Gabelstücke, *hy* = Hydrospiren, *l* = Lanzettstück mit Achsenkanal, *p* = Poren zwischen den äußeren Seitenplättchen, *pi* = zweizeilige Pinnula, *pi.g* = Gelenkgrube für eine Pinnula, *s* = Seitenplättchen. (Nach *Oehlert*.)

Je nach der Ausbildung der Ambulakralfelder und dem Vorhandensein oder Fehlen des Stieles wurden früher (von R. Etheridge und P. H. Carpenter, 1886) innerhalb der Blastoideen zwei Gruppen unterschieden, die Regulares (gleichartige Ambulakralfelder, Theka gestielt) und die Irregulares (ein Ambulakrum an Größe und Form von den übrigen verschieden, Theka ungestielt). Später wurde eine zweite Gruppierung nach der Ausbildung der Spiracula und des Hydrospirenapparates vorgeschlagen und die Blastoideen danach in drei Familiengruppen geteilt (F. A. Bather, 1900). Neuerdings schlägt O. Jaekel (1918) eine Gruppierung nach wieder anderen Gesichtspunkten vor. Bei der Unsicherheit der Beurteilung der physiologischen und morphologischen Bedeutung der Spiracula und des gesamten Hydrospirenapparates ist es einstweilen kaum möglich, die verwandtschaftlichen Beziehungen der Blastoideen untereinander richtig zu erfassen.

1. Blastoidocrinus (Fam. Blastocystidae). Das Hauptmerkmal der gestielten Formen mit dicker Theka besteht im Vorhandensein zahlreicher kleiner Plättchen, die sich zwischen den ungegabelten Radialia, den großen Deltoidea und den Basalia befinden. Die Unterränder der Deltoidea sind von feinen, sehr zahlreichen Hydrospirenrinnen durchzogen. Diese Hydrospiren scheinen den Porenrauten der typischen Cystoideen zu entsprechen. Die Finger stehen dicht in großer Anzahl im Bereiche der Ambulakralfelder. Untersilur Kanadas (Fig. 435). Eine nahe verwandte Gattung im Untersilur der Ostseeprovinzen.

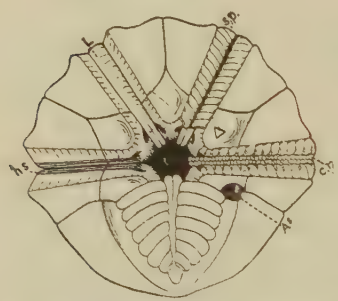


Fig. 438. Eleutherocrinus Cassedayi Schum. et Yand., aus dem Oberdevon von Ontario, etwa $^4/_1$ nat. Gr. *L* = Lanzettplatte, *As* = After, △ = Deltoid, *s.p.* = Seitenplatten, *c.p.* = Deckplatten, *h s.* = Hydrospiren. (Aus *F. A. Bather*.)

2. Pentremites (Fam. Pentremitidae). Eine der regelmäßigsten bis jetzt bekannten Pelmatozoengattungen. Hydrospiren unter die Ambulakralfelder verschoben, je zwei Spiracula zu einem einzigen verschmolzen. Theka meist birnen- oder melonenförmig. Im Devon Europas und Nordamerikas, am häufigsten im Unterkarbon Nordamerikas (Fig. 436, 437).

3. Eleutherocrinus (Fam. Eleutherocrinidae). Eine stiellose Gattung mit eigenartiger Spezialisation der Ambulakralfelder; das fünfte Ambulakrum ist kürzer als die übrigen und sehr stark verbreitert. Die Bedeutung dieser Veränderung ist bisher unaufgeklärt. Devon Nordamerikas (Fig. 438).

4. Zygocrinus (Fam. Zygocrinidae). Ähnlich wie bei der vorhergehend genannten Gattung ist das fünfte Ambulakrum verbreitert und mit lappenartigen Fortsätzen versehen; es schließt sich enge an die beiden benachbarten Ambulakren (erstes und viertes) an, so daß die vier gleichgestalteten Ambulakren eine regelmäßige Kreuzform bilden. Das dem verbreiterten und verkürzten fünften Ambulakrum gegenüberstehende Interambulakralfeld ist auffallend vergrößert, so daß der Kelch ausgesprochen bilateral symmetrisch wird. Der Stiel liegt seitlich, und zwar unter dem Analinterradius und ist sockelartig (Fig. 439).

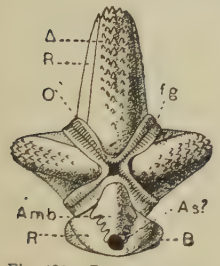


Fig. 439. Zygocrinus Benniei Eth. u. Carp. Unterkarbon Englands. Oralseite. 4 Abulakra (*Amb*) normal, das 5. verkürzt und verbreitert. *B* = Basale, △ = Deltoid, *R* = Gabelstück, *O* = Mund; *fg* = Ambulakralfurche, *As?* = Öffnung unbekannter Bedeutung (Nach *Etheridge* und *Carpenter*, aus *Bather*.) 10mal vergrößert.

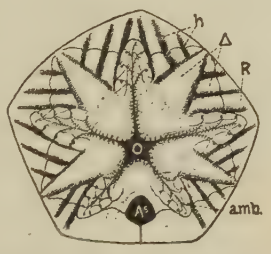


Fig. 440. Codaster trilobatus Mc Coy, aus dem Unterkarbon Englands, von der Oralseite gesehen, etwas mehr als nat. Gr. *R* = Gabelstück, *amb.* = „Ambulakrum", *h* = Hydrospirenfalten, △ = Deltoid, *O* = Mund, *As* = After. (Nach *F. A. Bather*.)

5. Codaster (Fam. Codasteridae). Die phylogenetische Stellung dieser Form, die vor allem durch den Besitz von offenen Porenfalten (Hydrospiren) im Bereiche der Interradialfelder gekennzeichnet erscheint, ist vielfach umstritten. Manche erblicken in diesem Verhalten einen primitiven Zustand, während ihn O. Jaekel (1918) im Gegenteil als einen hochspezialisierten ansieht. Spiracula fehlen, die fünf Ambulakren sind gleichartig ausgebildet. Unterkarbon Englands (Fig. 440).

Dritte Unterklasse: Carpoidea.

Diese Unterklasse umfaßt eine Anzahl höchst eigenartig gebauter Echinodermen, die einen von primitiven Crinoideen abgeleiteten Anpassungstypus mariner, benthonischer Pelmatozoen darstellen. Obzwar wir schon innerhalb des Kreises der Cystoideen in der Gattung Pleurocystites (Fig. 430) einen Typus kennengelernt haben, der infolge Annahme einer liegenden, benthonischen Lebensweise eine depressiforme Gestalt des Kelches erhalten hat, wobei die Pentamerie verloren ging und die Brachiolen reduziert wurden, so ist doch diese eigenartige, unter den höheren Tieren bei den depressiformen Panzerfischen des Paläozoikums (Fam. Drepanaspidae) wiederkehrende Anpassungsform bei den Carpoideen auf einen viel höheren Spezialisationsgrad gebracht worden.

Bei den primitiveren Typen, die dieser Gruppe einzureihen sind, ist noch ein dünner, wie bei den primitiven Crinoideen gestalteter Stiel vorhanden, der niemals verloren geht und der das Tier in seiner Stellung am Meeresgrunde festhält. Freilich ist wenigstens bei einzelnen Formen (z. B. Mitrocystella) ein Apparat geschaffen worden, der eine Art Drehgelenk darstellt und der aus der Verschmelzung mehrerer Stielgliederplatten hervorgegangen ist; er wird „Styloconus" oder „Styloid"

genannt. Die Theka ist stark depressiform, so daß eine dem Boden aufruhende „Ventralseite" und eine „Dorsalseite" zu unterscheiden ist.

Eine sehr eigenartige Spezialisation haben die Leibesöffnungen (Mund und After) der Carpoideen erlitten. Wir werden bei den Asterozoen einen Fall näher zu besprechen haben, in dem es zur Reduktion des Afters, ja bis zu einem gänzlichen Verluste desselben gekommen ist und die Nahrung außerhalb des Körpers von dem aus der Mundöffnung vorgestülpten Darme aufgenommen und außerhalb des Körpers verdaut wird. Hier ist aber nicht der After, sondern der Mund der Reduktion verfallen. Primitivere Typen zeigen nach O. Jaekel (1918), daß sowohl Mund als After noch vorhanden gewesen sind (z. B. bei Trochocystites und Gyrocystis) und daß später der Mund verloren geht. Die Nahrungsaufnahme erfolgte bei Cothurnocystis durch eine Reihe kleiner Öffnungen am linken Seitenrande der Theka, die jedoch als sekundär entstandene Nahrungsöffnungen, nach Verlust des Mundes, anzusehen sind.

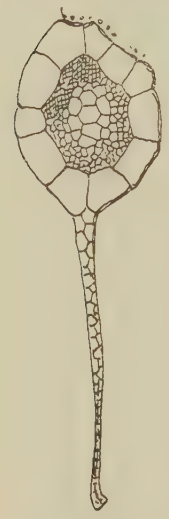


Fig. 441. Rekonstruktion von Trochocystoides parvus Jkl., aus dem mittleren Kambrium von Ginetz in Böhmen. (Nach *O. Jaekel.*)

Die Theka ist hochgradig deprimiert und mit Kalkplatten gepanzert, die sich innerhalb einer Zone von Randplatten in zentralen Feldern gruppieren. Die Art der Anordnung und Gruppierung der Panzerplatten bildet gute Merkmale zur Unterscheidung der verschiedenen Gattungen. Sehr auffallend ist die Körperform einzelner hochgradig spezialisierter Gattungen, wie Cothurnocystis und Dendrocystites, die sehr stark deprimiert sind und, wie dies bei vielen bewegungslosen Bodenbewohnern vorkommt, durchaus irreguläre, asymmetrische Umrisse aufweisen.

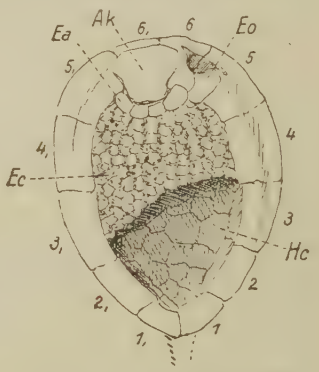


Fig. 442. Gyrocystis platessa Jaekel, aus dem mittleren Kambrium von Hérault, Frankreich, etwa $\frac{4 \cdot 5}{1}$ nat. Gr. Ansicht von der Oberseite mit den großen Randplatten oder Marginalia (1—6, 1'—6') und den kleinen Mittelplatten oder Epicentralia der Oberseite (*Ec*); nur im hinteren Teile der Theka sind die großen Mittelplatten der Unterseite, die Hypocentralia (*Hc*) von der Innenseite sichtbar. *AK* = Analklappe, *Eo* = Eporale (Platte hinter der Mundöffnung), *Ea* = Epanalia (Platten hinter der Afteröffnung). (Nach *O. Jaekel.*)

1. Trochocystites (Fam. Trochocystidae). Theka oval oder herzförmig, mit gerundetem Seitenrand, der aus größeren Platten aufgebaut wird, während die Innenfelder von kleineren Platten ausgefüllt werden. Mund und After vorhanden. Mittleres Kambrium Böhmens. Nahe verwandt: Trochocystoides (Fig. 441).

2. Gyrocystis (Fam. Gyrocystidae). Wie die vorige Gattung, aber Seitenränder zugeschärft und der Mund nur mit kurzer Ausbuchtung, während diese bei Trochocystites relativ weit ist. Mittleres Kambrium Frankreichs (Fig. 442).

3. Mitrocystella (Fam. Mitrocystidae). Unterseite der Theka flach ausgehöhlt, Unterseite mit wenigen großen Platten, Oberseite der Theka mit zahlreichen, gegen vorn an Größe abnehmenden Platten gepanzert, die schuppenförmig angeordnet sind. Stiel zweiseitig mit Drehgelenk (Styloid = Styloconus). Untersilur (D_1), Böhmen (Fig. 443).

4. Lagynocystis (Fam. Lagynocystidae). Theka höher als breit, die Seiten abgerundet, mit starren Platten getäfelt, Styloid mit mehreren Dornen. Untersilur (D_1) von Vosek, Böhmen (Fig. 444).

5. Placocystites (Fam. Anomalocystidae). Auffallend durch die an Pleurocystitis erinnernden, aber morphologisch nicht vergleichbaren armartigen Verlängerungen am Vorderende des Körpers, die vielleicht

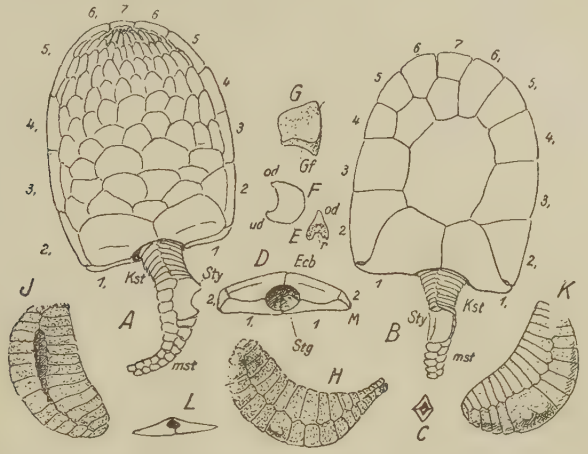


Fig. 443. Mitrocystella Barrandei Jaekel, aus dem Untersilur ($D_1\ \gamma$) von Vosek in Böhmen. A = Oberseite, B = Unterseite, C = Stiel im Querschnitt, D = Hinterseite der Theka, E = Styloid von oben, F = Styloid von der Seite, G = eines der untersten Epicentralia (vgl. Fig. 442, *Ec*), *Gf* =[dessen untere Überschiebungsfläche, *Sty* = Styloid, *od* = dessen Oberseite, *ud* = dessen Unterseite, *Kst* = oberer, *mst* = mittlerer Stielabschnitt, H = Unterseite der Wurzel einer kleineren Art, J = Oberseite, K = Unterseite der Wurzel eines größeren Mitrocystiden, L = Querschnitt derselben Wurzel mit dem Stielkanal. Alle Figuren $\frac{2 \cdot 5}{1}$ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*)

als Stützen funktionierten und kaum die Funktion von Brachiolen hatten. Obersilur Englands (Fig. 445).

6. Cothurnocystis (Fam. Cothurnocystidae). Theka von unregelmäßigem Umriß, Seitenränder mit schmalen Randplatten, die flachen Seiten mit sehr zahlreichen kleinen Plättchen gepanzert. Quer über die (?) Unterseite zieht eine aus schmalen Platten gebildete Versteifung der Theka. Stiel mit Styloid. Oberes Untersilur Schottlands (Fig. 446, 447, vgl. S. 261).

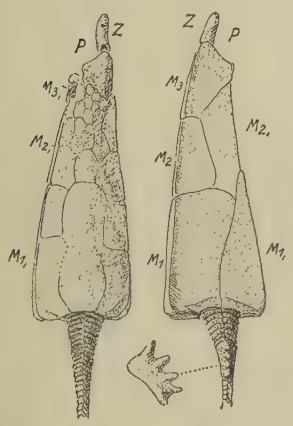


Fig. 444. Lagynocystis pyramidalis Barr., Untersilur ($D_1\ \gamma$) von Vosek in Böhmen. Links: Oberseite, rechts: Unterseite, Mitte: Styloid, vergrößert. *M* = Randplatten, *P* = Lage des Rüssels (Proboscis), *Z* = oberer Zapfen. $^3/_2$ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*)

7. Dendrocystites (Fam. Dendrocystidae). Theka auf der Unterseite eingedrückt, auf der Oberseite schwach gewölbt, stark asymmetrisch, Platten klein, regellos verteilt, keine Randplatten vorhanden. Auffallend ist ein langer, seitlich stehender, mit kleinen Platten gepanzerter spitzer Fortsatz am Vorderende der Theka. Untersilur Böhmens (D_1—D_1) und Schottlands (Fig. 448).

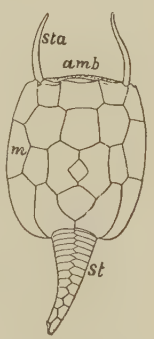


Fig. 445. Placocystites Forbesi de Kon., Obersilur von Dudley, England. Ansicht der gewölbten Oberseite. *sta* = Stacheln, *st* = Stiel, *m* = Randtafeln, *amb* = Ambulakralrinnen. (Nach *F. A. Bather.*)

Vierte Unterklasse: Thecoidea.

Während das gemeinsame Merkmal der Carpoideen darin besteht, daß die noch mit einem Stiel verbundene und mit ihm dem Meeresboden angeheftete Theka auf den Boden gelegt und „dorso-ventral" abgeflacht wurde, ist bei den Thecoidea (= Edrioasteroidea) die Anpassung an die bodenbewohnende, sessile Lebensweise in der Weise zustande gekommen, daß der Stiel verloren ging und die Theka mit ihrer Stielseite festwuchs. Ursprünglich waren die Thekoideen unregelmäßig beutelförmig oder becherförmig gestaltete Tiere, deren Mundöffnung im Mittelpunkte eines von fünf Ambulakralrinnen gebildeten Sternes stand. Die Ambulakralrinnen verliefen bei diesen primitiveren Formen ähnlich wie bei den Seeigeln von der Mund-

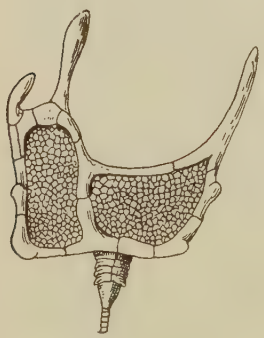


Fig. 446.

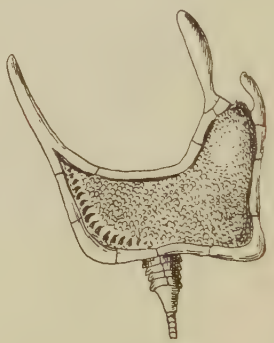


Fig. 447.

Fig. 448. Dendrocystites scoticus Bather, aus dem oberen Untersilur (Caradocstufe) von Thraive Glen (Schottland). (Nach *F. A. Bather.*)

Cothurnocystis Elizae Bather, aus dem oberen Untersilur (Caradocstufe) von Thraive Glen, Schottland. ¾ nat. Gr. (Nach *F. A. Bather.*) Die Reihe kleiner Öffnungen nahe dem linken Seitenrande der Fig. 447 sind nach F. A. Bather (1913) sekundäre Mundöffnungen (vgl. S. 261 u. 292).

öffnung strahlenförmig über die Wände der Theka. In dem Maße, in dem sich die Thekoideen mehr und mehr wieder der sessilen Lebensweise anpaßten und dabei ihren Körper abflachten, war es den Ambulakralrinnen nicht mehr möglich, sich in Strahlenform vom Munde aus zu entwickeln, da der Raum zu ihrer Ausstreckung fehlte. Infolgedessen krümmten sich die Ambulakralrinnen spiralig ein, so daß ihre Länge keine Einbuße zu erleiden brauchte (Fig. 449). Dieses Stadium der Spezialisation zeigt auch die Gattung Agelacrinus (Untersilur bis Karbon von Nordamerika und Europa), während primitivere, mit höherer Theka versehene Gattungen, wie Stromatocystites aus dem Kambrium Europas oder Thecocystites aus dem Untersilur Nordamerikas (Fig. 450), keine spiralig eingerollten Ambulakralfelder besaßen.

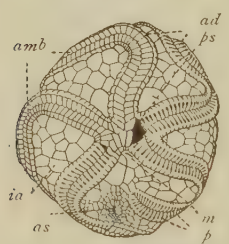


Fig. 449. Edrioaster Bigsbyi Bill., aus dem Untersilur (Ordovician) Kanadas. *ps* = Peristom (Mundöffnung), zum Teil von größeren Randtafeln umsäumt, *amb* = Ambulakralfurchen, *as* = After, von kleinen Platten umsäumt, *m* = Madreporenplatte, *p* = Poren zwischen den Täfelchen des Ambulakralfeldes, *ad* = Randplatten des Ambulakralfeldes, *ia* = Interambulakraltafeln. (Nach *F. A. Bather.*)

Als die Ahnen der Asterozoen und der Echinozoen können jedoch die Thecoidea trotz ihrer oberflächlichen Ähnlichkeit keineswegs betrachtet werden, da ein grundlegender Unterschied zwischen

diesen Gruppen darin besteht, daß die stiellos gewordenen Vorfahren der Seeigel, Seewalzen, Seesterne usw. ihren Mund, d. h. das Vorderende des Körpers dem Boden aufgelegt haben, während der Mund der Thecoideen nach oben gerichtet blieb. Es liegen somit hier zwei verschiedene Lösungen eines Anpassungsproblems vor, die nicht durch Zwischenformen überbrückt werden können. Die Thecoideen müssen daher als ausgestorbene Formen betrachtet werden, die einen selbständigen und nicht weiter verfolgten Entwicklungsweg eingeschlagen haben.

Zweite Klasse: Asterozoa.

Erste Unterklasse: Asteroidea.

Die Seesterne unterscheiden sich von den Seeigeln durch das Fehlen eines festgefügten Skelettes; die einzelnen Platten, die das Außenskelett zusammensetzen, sind nur durch Bindegewebe und Muskeln untereinander verbunden, und daraus erklärt es sich auch, weshalb wir nur sehr selten gut erhaltene Seesterne in vorzeitlichen Ablagerungen antreffen, obwohl die Gruppe eine sehr alte ist und Reste von Seesternen schon aus dem Silur bekannt sind. Bei der Fossilisation zerfällt das Skelett sehr bald in seine verschiedenen Teile und wir finden daher meist nur verschiedene kleine und große Tafeln, Körner und Kalkbälkchen in fossilem Zustande, so daß Exemplare wie die beiden hier abgebildeten Seesterne aus den Leithakalkbildungen des Wiener Beckens zu großen Seltenheiten gehören.

Fig. 450 A. Thecocystites sacculus Jaekel, aus dem oberen Untersilur von Cincinnati (Ohio), von der Seite gesehen. 4.5mal vergrößert. — *a* = After. (Nach *O. Jaekel.*)

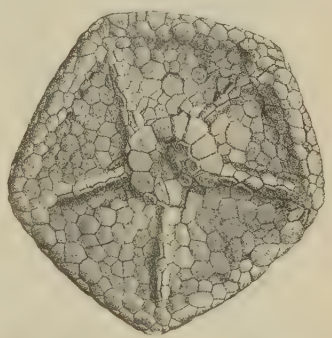


Fig. 450 B. Stromatocystites pentangularis Pomp., aus dem Kambrium von Lohovitz (Böhmen), von der Unterseite. Ungefähr 2.4mal vergr. (Nach *O. Jaekel.*)

Zu den bezeichnendsten Merkmalen der Asterozoen überhaupt, also sowohl der Asteroidea wie der Ophiuroidea und der Auluroidea, gehört der rudimentäre Zustand des Afters. Er liegt, wenn vorhanden, im Scheitel, dem auf der Unterseite des Tieres im Mittelpunkte des Ambulakralsternes befindlichen Munde gegenüber, ist aber stets funktionslos und fehlt vielen Formen gänzlich. Die Verdauung findet außerhalb des Körpers statt, ebenso wie die Nahrungsaufnahme durch den beim Munde herausgestülpten Darm bewerkstelligt wird; nur kleinere Beutetiere werden innerhalb des Körpers verdaut und die unverdaulichen Reste durch die Mundöffnung entleert (S. 260).

In der Regel sind die Ambulakralreihen auf die Unterseite des meist sternförmigen und fünfstrahligen, selten sechs- und mehrstrahligen Körpers beschränkt, aber in einigen Fällen werden die „Füßchenalleen" durch eine Verlängerung und Umklappung der Enden nach oben auf die Oberseite des Körpers hinaufgezogen.

Für die Systematik der Seesterne ist das Verhalten der die Ambulakralreihen begleitenden Platten von Bedeutung geworden. Das Dach der Ambulakralfurche wird von den „Ambulakralplatten" oder

Ambulacralia gebildet; unter sie schieben sich die Adambulacralia und diesen reihen sich die Marginalia an. Nach dem Fehlen oder Vorhandensein der Marginalia unterscheidet man die beiden Gruppen der Phanerozonia (mit großen oberen und unteren Randplatten, breiten Ambulakralplatten) und die Gruppe der Cryptozonia (ohne oder nur mit kleinen Randplatten und vielen schmalen Ambulakralplatten). Die früher zu den Seesternen gestellten Encrinasteria werden jetzt mit Rücksicht auf ihren durchaus von den Asteroideen und Ophiuroideen abweichenden Armbau als eine eigene Unterklasse der Asterozoa (Auluroidea) abgetrennt.

Die Asteroidea besitzen die eigentümliche Fähigkeit, in hohem Grade zu regenerieren. Die Regeneration erstreckt sich nicht nur auf den Ersatz eines verloren gegangenen Armes oder andere Ausheilungen des Körpers, sondern geht so weit, daß auch ein losgerissener Arm wieder zu einem vollständigen Tiere auswachsen kann. Solche Individuen, bei denen sich am Ende des isolierten Armes die neuen bilden, nennt man „Kometenformen". Diese Regeneration ist dadurch ermöglicht, daß sich in jeden der fünf Arme nicht nur Ausstülpungen des Darmes in Form von „Leberschläuchen" erstrecken, sondern daß auch die Genitalorgane Verlängerungen in jeden einzelnen Arm entsenden, so daß die wichtigsten Organe wenigstens in Teilen in einem losgerissenen Arm vorhanden sind und wieder auswachsen können. Bei den Schlangensternen oder Ophiuroideen ist eine so weitgehende Regeneration nicht möglich, da sich weder „Leberschläuche" noch Verlängerungen der Genitalorgane in den Armen vorfinden.

Fig. 451. „Bipinnaria"-Larve eines Seesterns (Luidia Sarsi Düb. et Kor.). Stark vergr. (Nach *A. Steuer*, Planktonkunde.)

Die Asteroideen gehören ebenso wie die aus ihnen hervorgegangenen Schlangensterne zu den konservativsten Vertretern der Echinodermen. Daß sie von sessilen Vorfahren abgeleitet werden müssen, geht nicht nur aus der regelmäßigen Pentamerie hervor, die sich ja auch bei gewissen benthonischen Foraminiferen findet und daher nicht in kausalem Zusammenhang mit dem Besitze eines Stieles zu stehen braucht, sondern vor allem aus dem Nachweise eines gestielten Larvenstadiums, wie das sogenannte Bipinnaria-Stadium der Seesternlarven zeigt (Fig. 451). Der „Stern" eines Seesternes entspricht genau dem Armkranz eines Crinoideen, und der Asterozoentypus ist somit auf die Weise entstanden zu denken, daß sich die Tiere mit der Mundseite des Kelches dem Boden auflegten und den Stiel verloren haben.

Die fossilen Reste der Asteroideen geben uns ebensowenig einen Aufschluß über den Zeitpunkt wie über die Einzelheiten des Verlaufes dieser Umbildung zu ungestielten Asterozoen aus gestielten, crinoidenähnlichen Vorfahren. Schon die ältesten bekannten Reste entsprechen genau den lebenden Formen in ihren ganzen Strukturverhältnissen und

Körperformen, so daß der Zeitpunkt ihrer Entstehung wahrscheinlich sehr weit zurückliegt. Die nach der Ausbildung der Marginalia und Ambulacralia unter den rezenten Formen unterschiedenen Gruppen der Phanerozonia und Cryptozonia sind scharf geschieden. Als Beispiele schön erhaltener fossiler Phanerozonia seien zwei Arten aus dem Leithakalke des Wiener Beckens erwähnt, Astropecten Forbesi und Pentagonaster Mülleri (Fig. 452 und 453). Astropecten ist

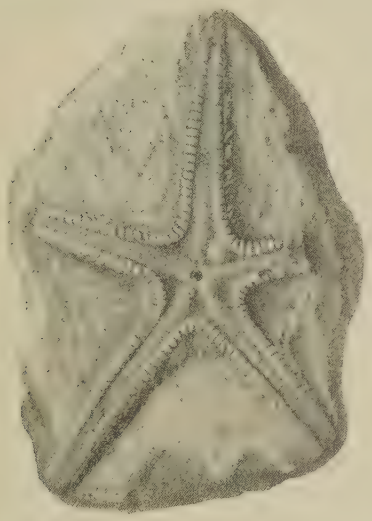


Fig. 452. Astropecten Forbesi Heller, aus dem Miozän (Leithakalk) von St. Margarethen am Leithagebirge (Wiener Becken); ½ nat. Gr. (Nach *C. Heller.*)

Fig. 453. Pentagonaster Mülleri Heller, aus dem Miozän von St. Margarethen am Leithagebirge (Wiener Becken), ½ nat. Gr. (Nach *E. Vadász.*)

bereits aus dem Devon bekannt. Alle Asteroideen sind marine Typen, deren Hauptlebensgebiet die seichten Küstengewässer (Felsküsten und Sandböden sowie Schlammgründe) sind.

Zweite Unterklasse: Ophiuroidea.

Bei den Ophiuren oder Schlangensternen sind die Arme, wie dies auch in der Namengebung zum Ausdruck gebracht wurde, sehr beweglich und schlangenartig biegsam; sie werden wohl hauptsächlich zum Kriechen verwendet, können aber auch das Tier durch rasche Bewegungen schwimmend fortbewegen. Sie sind sehr schlank, nicht wie bei den Seesternen dorsoventral abgeflacht, sondern im Querschnitt rund und enthalten im Gegensatze zu den Asteroideen keine Leberschläuche (Fortsätze des Darmes) und keine Verlängerungen der Genitalorgane.

Die bei den Seesternen noch offene Ambulakralrinne ist auch bei den ältesten Vertretern dieses Stammes aus dem Silur noch offen, beginnt sich aber frühzeitig im Laufe der phylogenetischen Entwicklung von den Enden her gegen die Mitte der „Scheibe" hin zu schließen. Dieser Verschluß erfolgt in der Weise, daß sich die Adambulacralia mit ihren blattförmigen Enden von außen her gegen die Unterseite des Armes zusammenlegen. Ursprünglich war die Scheibe von den Armen ebensowenig scharf wie bei den Seesternen getrennt, aber sehr frühzeitig beginnt sich diese Trennung auszubilden, wobei die Ausstülpungen des Darmes und der Genitalorgane auf die zentrale Scheibe beschränkt werden, ein Vorgang, der sekundärer Natur ist und mit der gesteigerten Bewegungsfähigkeit der Arme in Zusammenhang stehen dürfte.

Die Unterscheidung der einzelnen Gruppen innerhalb der Schlangensterne beruht im wesentlichen auf der verschiedenartigen Gelenkver-

bindung zwischen den ringförmigen, aus den verschmolzenen Ambulakralien gebildeten Zylindern.

Aus dem Paläozoikum sind nur wenige Vertreter der Schlangensterne bekannt. Hierher (?) gehört die Gattung Eucladia aus dem eng-

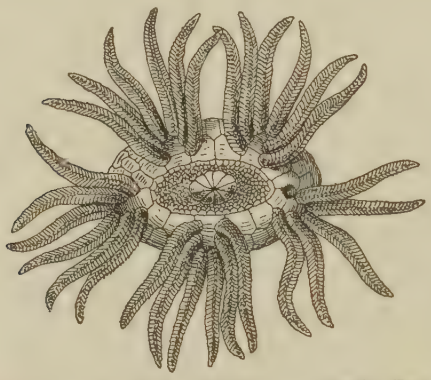


Fig. 454. Eucladia Woodwardi Sollas. — Obersilur Englands. — Rekonstruktion in nat. Gr. In der Mitte ist der Mund, rechts davon das in der Zeichnung dunkel gehaltene Afterloch sichtbar. (Nach *Sollas.*)

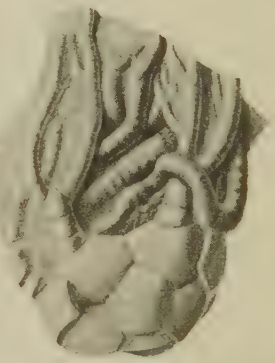


Fig. 455. Kelch und Arme des karbonischen Crinoiden Barycrinus Hoveyi Hall, von Crawfordshille(Nordamerika); zwischen den Armen ein Schlangenstern (Onychaster flexilis M. u. W.). (Nach *I. M. Clarke.*)

lischen Obersilur (Fig. 454), mit zahlreichen, aus der Teilung der fünf Einzelarme entstandenen Armen, während aus dem Karbon Nordamerikas ein echter Schlangenstern mit einfachen Armen, Onychaster, vorliegt (Fig. 455). Aus

Fig. 456. Geocoma carinata d'Orb., Tithon von Eichstätt (Bayern). Nat. Gr. (Nach *Zittel.*)

Fig. 457. Amphiura santaecrucis Arnold, Obermiozän Kaliforniens. ¾ nat. Gr. (Nach *R. Arnold.*)

dem Mesozoikum sind mehrere Schlangensterne bekannt, unter denen die Gattung Geocoma aus dem lithographischen Schiefer (Oberjura) Bayerns genannt sein mag (Fig. 456). Aus dem Tertiär kennt man schöne Exemplare von Amphiura (Fig. 457).

Dritte Unterklasse: Auluroidea.

Den beiden Unterklassen der Seesterne und Schlangensterne schließt sich eine ausgestorbene Gruppe an, die durch den abweichenden Bau der Armschilder gekennzeichnet ist und als die Gruppe der Auluroidea unterschieden wird. Die Arme tragen keine Rücken-, Seiten-

und Bauchschilder, sondern werden nur von je zwei Reihen Ambulakralien und Adambulakralien umschlossen, die zuweilen mit Körnern oder Stacheln besetzt sind. Der allgemeine Habitus dieser Formen erinnert teils an Seesterne, teils an Schlangensterne, was die Ursache bildete, daß sie

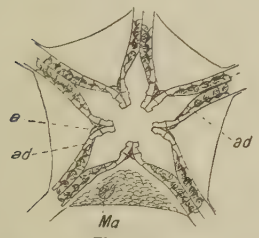


Fig. 458.

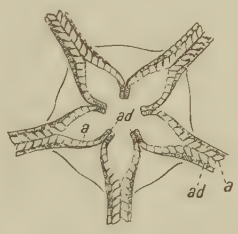


Fig. 459.

Fig. 458. Mundskelett von Eophiura aus dem tieferen Untersilur Böhmens. Fig. 459. Dieselben Teile von Palaeophiura aus derselben Zeit; beide Figuren stark vergr. — *ad* = Adambulakralien, *a* = Ambulakralstücke, *Ma* = Madreporit im Schuppenskelett des Interradius. (Nach *O. Jaekel.*)

Fig. 460. Arm einer Auluroidee (Bohemura Jahni Jkl.), aus dem Untersilur Böhmens, in ¾ nat. Gr. — *a* = Ambulacralia, *ad* = Adambulacralia, *adm* = die zu den Mundeckstücken vereinigten Adambulacralia. (Nach *O. Jaekel.*)

diesen beiden Unterklassen eingereiht wurden, bevor der Armbau genauer untersucht war. Beispiele dieser Auluroideen sind die untersilurischen Gattungen Eophiura (Fig. 458), Palaeophiura (Fig. 459), Bohemura (Fig. 460) und die devonische Gattung Loriolaster (Fig. 461).

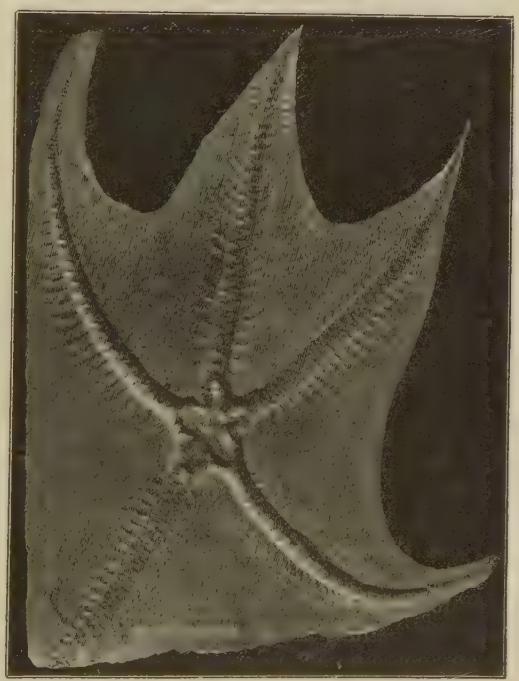


Fig. 461. Loriolaster mirabilis Stürtz., Unterdevon von Bundenbach im Rheinland. Oberseite in nat. Gr. (Nach *E. Stromer.*)

Dritte Klasse: Echinozoa.

Erste Unterklasse: Echinoidea.

I. Bau des Skelettes. Die Schale oder Corona der Seeigel besteht aus einem meist brotlaibförmigen bis herzförmigen, manchmal stark abgeflachten, aber meist auf der Oberseite gewölbten und nur auf der (physiologischen) Unterseite flachen Gehäuse, das aus einer großen Zahl von Kalktafeln aufgebaut ist, die entweder, wie bei den ältesten Typen, irregulär umgrenzt oder, wie bei den höher stehenden Typen, sehr regelmäßig fünfeckig oder sechseckig begrenzt sind. Diese Tafeln sind entweder in glatten Nähten aneinandergefügt oder decken sich schuppenförmig. Die Gehäusetafeln sind immer mit Stacheln oder Keulen von sehr verschiedener Form und Länge be-

setzt, die teils als Lokomotionsapparate, teils als Verteidigungswaffen dienen.

Das Seeigelgehäuse ist stets von zwei Öffnungen des Darmsystems durchbrochen (Fig. 462). Die Mundöffnung (Peristom) liegt meist in der Mitte oder nahe dem Mittelpunkte der physiologischen Unterseite; die Afteröffnung (Periprokt) steht entweder der Mundöffnung genau gegenüber im Scheitelpunkte der gewölbten Oberseite, oder ist aus dem Scheitel (Apex) verschoben und befindet sich dann im Interradialfeld zwischen dem dritten und vierten Ambulakralfelde. Mit dieser Verlagerung des Afters aus der Scheitelregion in den Zwischenraum zwischen dem dritten und vierten Radius (vgl. Fig. 382) steht auch die Ausbildung einer sich immer mehr steigernden bilateralen Symmetrie in Zusammenhang. Ursprünglich pentamer symmetrisch, wie dies noch heute bei den sogenannten regulären Seeigeln der Fall ist, bildet sich im Verlaufe der Stammesgeschichte der Seeigel von verschie-

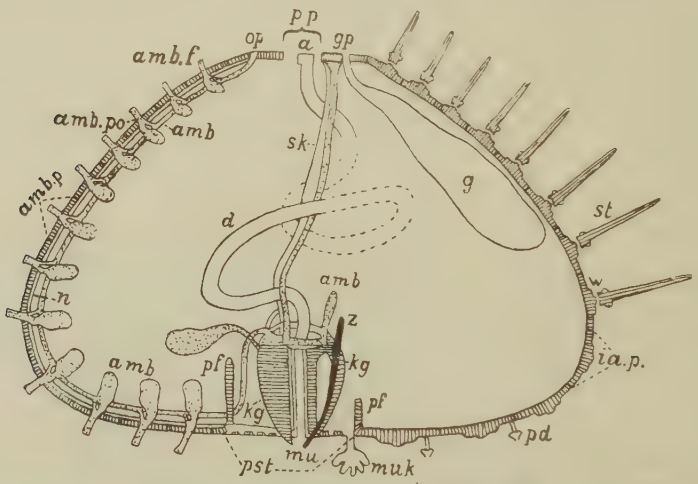


Fig. 462. Schematischer Längsschnitt durch einen „regulären" Seeigel (Echinus). *a* = After, *amb* = Ambulakralsystem, *amb.f.* = Amb.-Füßchen, *amb.p.* = Amb.-Platten, *amb.po.* = Amb.-Poren, *d* = Darm, *g* = Geschlechtsorgan, *gp* = Genitalplatte und Madreporenplatte, *ia.p.* = Interambulakralplatte, *kg* = Kiefergerüst, *mu* = Mund, *muk* = Mundkieme, *n* = Nerv, *op* = Ocellarplatte, *pd* = Pedizellarie, *pf* = Peristomrandfortsätze, *pp* = Periprokt, *pst* = Peristom, *sk* = Steinkanal, begleitet vom „Axialorgan", *st* = Primärstachel, *w* = Stachelwarze, *z* = Zahn. (Nach *Lankester*, abgeändert von *E. Stromer*.)

denen regulären Ahnentypen ausgehend, eine bilaterale Symmetrie aus, wie dies für die sogenannten irregulären Seeigel bezeichnend ist. Im weiteren Verlaufe dieser Umformung der regulären Typen zu den irregulären rückt schließlich die Afteröffnung von der Oberseite des Gehäuses auf die Unterseite herab, so daß in diesen Fällen Mund und After auf der Unterseite der Corona liegen. Stets bleibt jedoch der After, wenn er auf die Unterseite herabgedrückt wird, am Hinterrande der Schale stehen und rückt nicht mehr weiter gegen den Mund zu vor, der bei den irregulären Seeigeln gegen den Vorderrand der Schale verschoben zu sein pflegt.

Bei allen Seeigeln ist eine Madreporenplatte (Fig. 463, 464) vorhanden, durch welche das Wasser in das Ambulakralgefäßsystem eingepumpt wird (vgl. S. 259). Sie liegt als siebartig durchbrochene polygonale Tafel stets interradial, und zwar zwischen dem ersten und fünften Radius. Wenn wir einen regulären Seeigel von der Oberseite betrachten, so sehen wir, daß die Gehäusetafeln ja nach ihrer Lage in

den Ambulakralfeldern und Interambulakralfeldern verschieden gestaltet sind. Die Tafeln der Ambulakralfelder sind in Doppelreihen ausgebildet und beginnen (z. B. bei Melonites, Fig. 481) mit einer kleinen Tafel, der Ocellarplatte, die ein Tentakel trägt; dagegen beginnen die

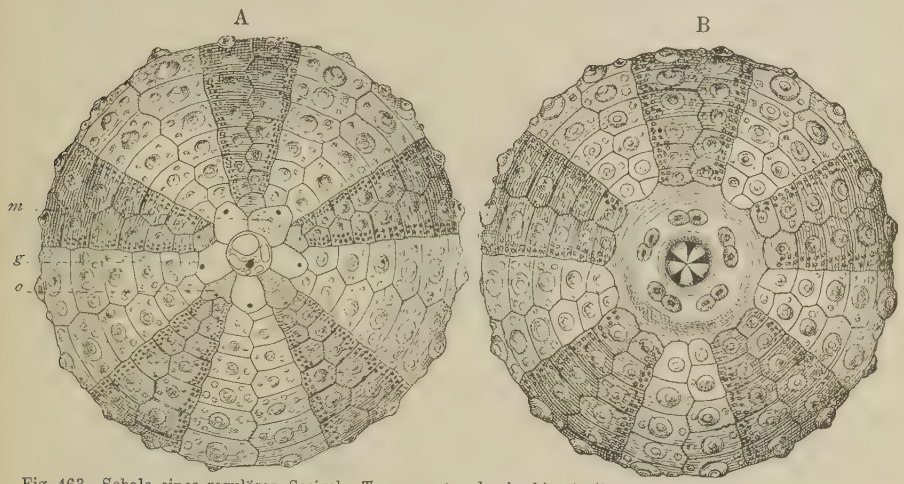


Fig. 463. Schale eines regulären Seeigels, Toxopneustes droebachiensis (junges Exemplar, vergr.), von oben (A) und von unten (B). Die Radien sind dunkel gehalten. g = Genitalplatte, m = Madreporenplatte, o = Ocellarplatte. In der Mitte von A sieht man das Afterfeld mit dem After. (Nach *J. E. V. Boas.*)

Interambulakralfelder mit einer großen Tafel, die von einer Öffnung für das Geschlechtsorgan durchbohrt ist und daher als Genitalplatte bezeichnet wird. Die zwischen dem ersten und fünften Radius gelegene Genitalplatte ist zu der Madreporenplatte spezialisiert (Fig. 463, 464).

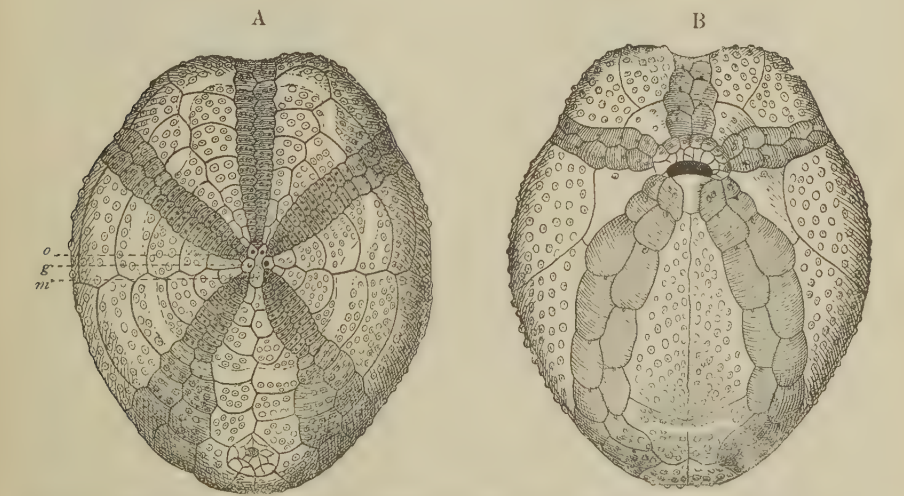


Fig. 464. Schale eines irregulären Seeigels, Brissopsis lyrifera (junges Exemplar, vergr.), von oben (A) und von unten (B). Unten in A sieht man das Afterfeld. — Abkürzungen wie in Fig. 463. (Nach *J. E. V. Boas.*)

Das Scheitelschild oder Apikalschild besteht also im einfachsten Falle aus den fünf kleinen Ocellarplatten und den fünf Genitalplatten, deren eine als Madreporenplatte funktioniert. Im

Laufe der Stammesgeschichte der Seeigel erfährt jedoch die Zusammensetzung des Apikalschildes weitgehende Umformungen wie verschiedene Reduktionen, Verschmelzungen, Verschiebungen usw., die in phylogenetischer Hinsicht sehr wichtig sind. Hierbei kann es zu einer vollständigen Zerreißung des Ambulakralfurchensternes im Apikalschild kommen, wofür Collyrites (Dogger bis Unterkreide) ein Beispiel bildet (Fig. 465).

Bei den primitiveren Formen unter den Seeigeln verlaufen die fünf Ambulakralreihen vom Munde aus wie Meridiane über die Seitenflächen des Gehäuses und stoßen im Scheitel sternförmig zusammen; der After liegt jedoch nicht im Scheitel, sondern exzentrisch, und zwar im selben Interradialfeld wie die Madreporenplatte, also im Zwischenraum zwischen dem ersten und fünften Radius, nicht, wie bei den irregulären Seeigeln, im Raume zwischen dem dritten und vierten Ambulakralfeld. Sind auch bei den meisten Seeigeln die Ambulakralfelder geschlossen, so werden sie doch bei einer Anzahl von Gattungen in der Weise spezialisiert, daß sie auf der Oberseite der Corona eine andere Ausbildung er-

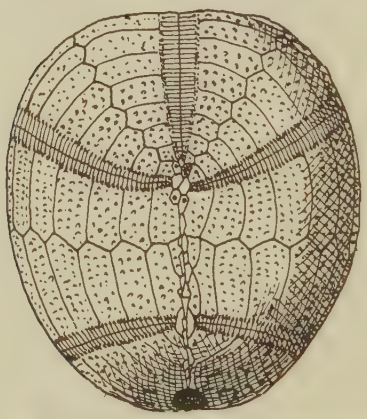


Fig. 465. Collyrites elliptica Desm., Dogger Frankreichs. Der Scheitel zerrissen und nach hinten verzerrt, so daß die sonst regelmäßige Sternform der Ambulakralfelder hier verloren gegangen ist; unten die Afteröffnung.

Fig. 466. Clypeaster sardiniensis Cott., aus dem mediterranen Miozän Ungarns, in ½ nat. Gr. (Nach *E. Vadász.*)

fahren als auf der Unterseite, eine Folge der verschiedenen Funktion der Ambulakralfüßchen auf der Oberseite und Unterseite der Schale. So kommt es im Verlaufe dieser Spezialisation dazu, daß die vom Scheitel sternförmig ausstrahlenden Ambulakralfelder, die aus je zwei Reihen schmaler Täfelchen bestehen, nicht mehr auf die Unterseite des Gehäuses wie bei den primitiveren Formen hinübergreifen, sondern auf die Oberseite beschränkt bleiben. Ein solcher Fall liegt z. B. bei Clypeaster (Fig. 466) vor. Hier treten die beiden von Poren durchbrochenen Reihen jeder Ambulakralzone zuerst stark divergierend auseinander, wenden sich aber dann, weiter auf der Oberfläche des Gehäuses herabziehend, in bogenförmiger Krümmung wieder gegeneinander, enden jedoch, ohne sich wieder aneinander zu schließen. In anderen Fällen, wie z. B. bei Scutella (Fig. 467), vereinigen sich aber die äußeren Enden der beiden Porenreihen, so daß die Ambulakralfelder auf der Oberseite der Corona eine sternförmige Figur bilden, die an eine Blumenkrone erinnert. Daher nennt man diese Ausbildungsform der Ambulacralia die „petaloide" und die blattförmig umgrenzten Ambulakren der Oberseite solcher Ge-

häuse „Petalodien“. Die Ambulakralreihen enden bei Clypeaster mit den Außenenden der Petalodien, aber bei Scutella sind auch auf der Unterseite die Ambulacralia noch vorhanden, freilich in stark veränderter Gestalt. Vom zentral gelegenen Munde des Gehäuses von Scutella (Fig. 467) strahlen mehrfach sich verzweigende Rinnen aus, die als modifizierte Ambulacralia zu betrachten sind und „Porenfascien“

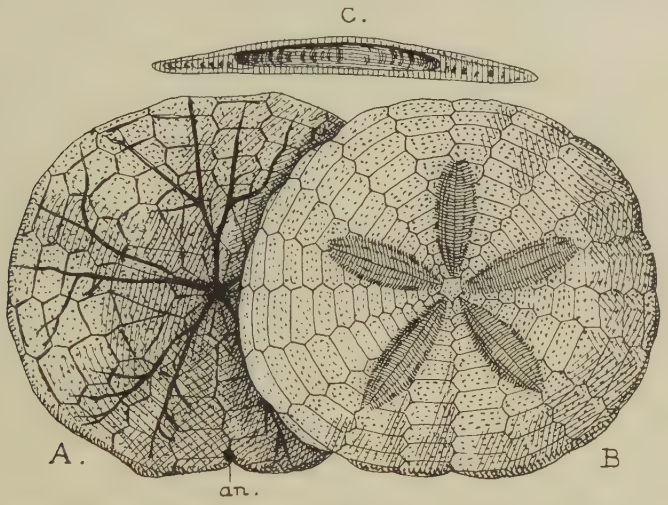


Fig. 467. Scutella subrotunda Lamk., Miozän von Bordeaux. Ungefähr ½ nat. Gr. — A Unterseite, B Oberseite, C Querschnitt, *an* = After.

oder „Ambulakralporenfurchen“ genannt werden. Die Füßchen, die auf diesen Ambulakralfurchen der Unterseite stehen, haben die Aufgabe der Lokomotion, während die der Oberseite nur zum Atmen dienen, und daher ist bei diesen höher spezialisierten Gattungen eine derartige Scheidung der Ambulakralfelder eingetreten, die bei den primitiveren Formen, wie z. B. Cidaris (Fig. 468) nicht zu beobachten ist.

Entweder ist der Mundrand, an dem die fünf Ambulakralfelder ihren Ursprung nehmen, scharf kreisförmig umsäumt oder durch fünf bis zehn Einschnitte vertieft, in denen die Mundkiemen austreten, während bei anderen Seeigeln die Mundkiemen im Inneren des Körpers verbleiben.

Zuweilen sind die Schalenteile zwischen den fünf vertieften Ambulakralfurchen am Mundrande zu starken Wülsten erhöht, die zusammen die sogenannte „Floscelle“ bilden (Fig. 489).

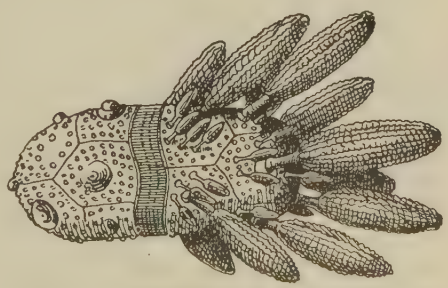


Fig. 468. Rekonstruktion des Stachelkleides (zum Teil) von Cidaris coronata Goldf., aus dem weißen Jura von Hossingen (Württemberg). Nat. Gr. (Nach *K. A. v. Zittel.*)

Bei den räuberischen, makrophagen Seeigeln ist ein starkes Kiefergerüst ausgebildet, das als „Laterne des Aristoteles“ bekannt ist. Ein ebensolches, aus sehr starken Platten und Zähnen bestehendes Gebiß findet sich auch bei jenen Gattungen und Arten, die rasenbildende Algen von Felsen abweiden, fehlt aber bei den Formen, die Schlamm-

fresser geworden sind oder überhaupt eine mikrophage Lebensweise führen.

Die Tafeln der Seeigelgehäuse sind fast immer mit einer größeren oder geringeren Zahl von Warzen bedeckt, unter denen die größeren als Haupt- oder Primärwarzen, die kleineren als Sekundärwarzen usw. unterschieden werden. Die Hauptwarzen bilden die Sockel der sehr verschieden gestalteten Stacheln, während die Sekundärwarzen die Träger der als Pedicellarien bezeichneten eigenartigen Fangzangen sind, die als Verteidigungs- und Angriffswaffen dienen. Außer diesen Fortsätzen der Schale sind noch die Sphäridien zu unterscheiden, die als modifizierte Stacheln anzusehen sind und die wahrscheinlich als Tastorgane funktionieren. Die Stacheln sind durch ein Kugelgelenk mit den Hauptwarzen verbunden und werden durch einen Kragen von Muskelfasern an ihrer Basis umgeben, die ihre Bewegung vermitteln. Sie sitzen mit einer halbkugelförmig ausgehöhlten Fläche, dem Acetabulum, dem halbkugeligen Gelenkkopf des Hauptwarzenhöckers auf; dann folgt nach oben zu ein Ring („Annulus"), an dem die Muskeln inserieren, dem sich ein etwas eingeschnürter „Stachelhals" anschließt, auf den erst der keulenförmige oder spindelförmige, mitunter auch olivenförmige oder löffelförmige Hauptteil des Stieles folgt, der meist mit Dornen, Spitzen, Knoten, Rippen und anderen Rauhigkeiten bedeckt ist (Fig. 469). Die Stacheln dienen sowohl zur Fortbewegung wie auch zum Schutze des Tieres, und es kann bei Formen, die in sehr stark brandenden Gewässern leben, wie Colobocentrotus (Fig. 470), Hemicidaris (Fig. 471) oder Heterocentrotus (Fig. 472) durch eine extreme Entwicklung der dicht aneinanderschließenden Stacheln zu der Ausbildung eines sehr starken, dem Tiere einen vortrefflichen Schutz gewährenden sekundären Panzers kommen. Andererseits nimmt die Stärke der Stacheln bei den zu einer bohrenden und grabenden Lebensweise

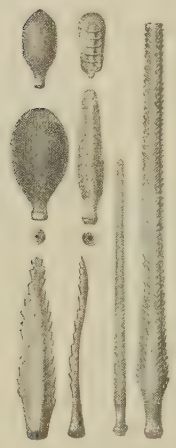


Fig. 469. Verschiedene Typen von Cidaridenstacheln. $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *Desor*, aus *Neumayr*.)

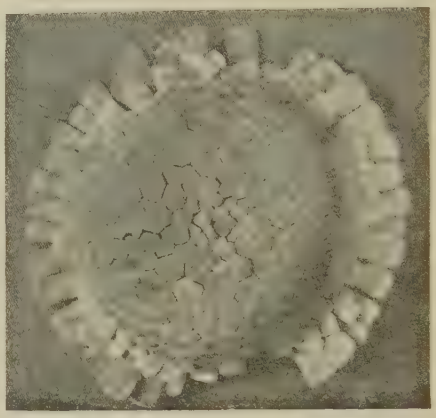


Fig. 470. Colobocentrotus atratus Ag., ein in der Brandungszone der peruanischen Küste lebender Seeigel, in ½ nat. Gr. (Nach *F. A. Bather*.)

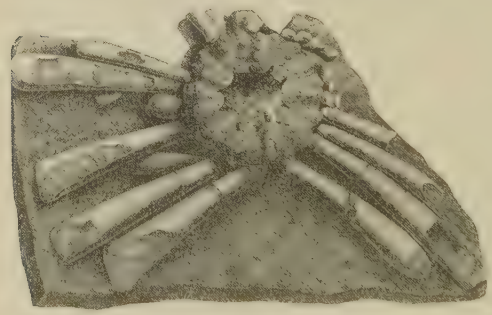


Fig. 471. Hemicidaris, aus dem oberen Jura, mit zum Teil erhaltenen Stacheln, in ½ nat. Gr. (Nach *Desor*.)

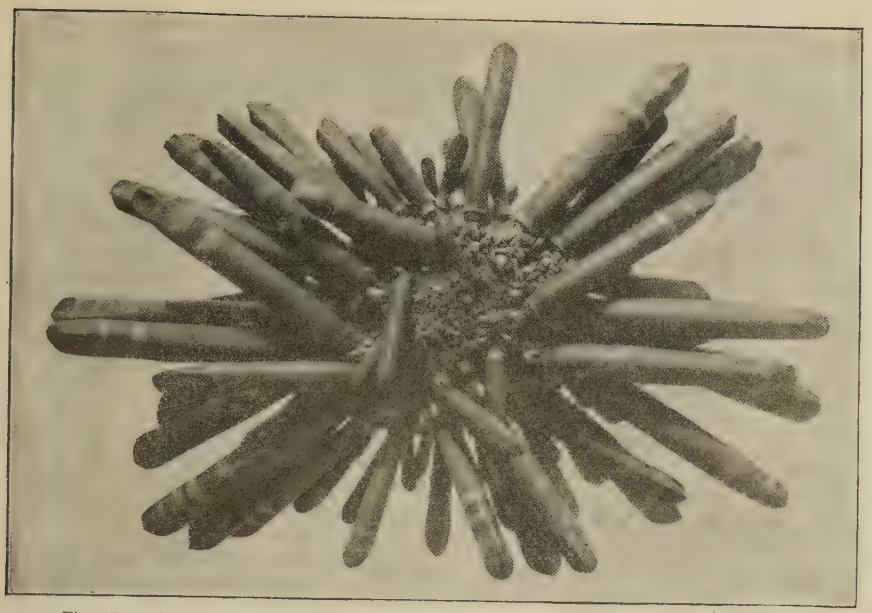


Fig. 472. Heterocentrotus mammillatus Kl., von der Küste der Philippinen. — ½ nat. Gr. (Nach *F. Doflein*, „Tierbau u. Tierleben", II. Bd.)

übergegangenen Formen ab, so daß das Stachelkleid dieser Typen aus zwar sehr zahlreichen, aber nur sehr kurzen und feinen Stacheln besteht, wie dies z. B. bei Brissopsis oder bei Echinocardium (Fig. 473) der Fall ist.

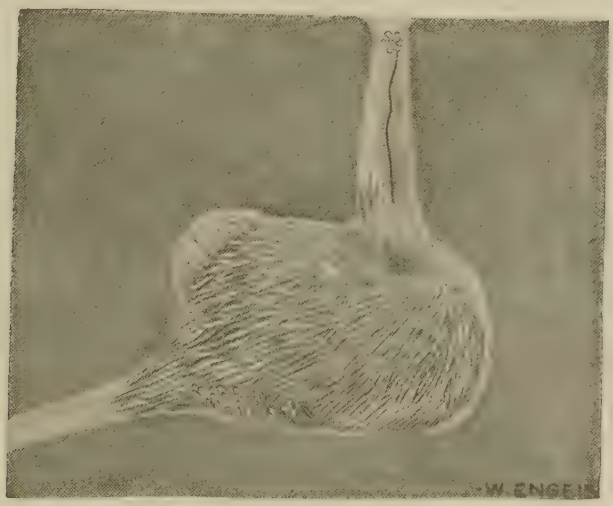


Fig. 473. Echinocardium cordatum Penn., im Sande vergraben; der senkrecht nach oben führende Atemkamin wird durch Organe, die mit den Bleikugeln der Kaminfeger verglichen werden, rein gehalten. Die vom Gehäuse nach hinten (links im Bilde) wegführende Röhre dient zur Abfuhr der Exkremente. ½ nat. Gr. (Nach *Uexkuell*, aus *F. Doflein*, „Tierbau u. Tierleben".)

Mit der grabenden Lebensweise steht auch die Ausbildung der „Fasciolen" in Zusammenhang, worunter glatte, mit sehr feinen Borsten besetzte Streifen verstanden werden, die bei den Spatangiden ausgebildet sind (Fig. 474).

II. Lebensweise. Alle Seeigel leben im Meere, und auch ihre fossilen Vorfahren haben niemals das Meer verlassen; wenn auch gelegentlich Seeigelreste in Moorbildungen zusammen mit Landpflanzen angetroffen worden sind, wie im Dogger Nordenglands, so liegen hier offenbar Verschleppungen vor, entweder durch seeigelfressende Tiere oder durch Seewinde, die heute gelegentlich Seeigelgehäuse vom Meeresstrande weg in Landdünen zu rollen vermögen.

Die lebenden Seeigel sind je nach den einzelnen Gattungen und Gattungsgruppen in ihrer Lebensweise sehr konstant. Heute sind das eigentliche Lebensgebiet für Seeigel die algenbewachsenen Riffe und Felsküsten, Schlammböden und endlich foraminiferenreiche Sandgründe, und zwar bevorzugen sie die tieferen Meeresgründe unterhalb der Brandungszone und reichen bis in große Tiefen hinab, kommen aber auch unmittelbar unter der Meeresoberfläche vor.

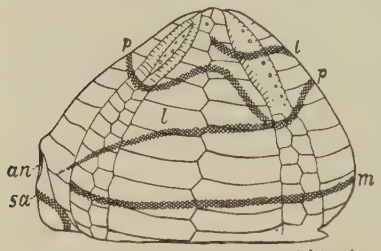


Fig. 474. Schematische Seitenansicht eines Spatangiden, um den Verlauf der Fasziolen zu zeigen. *i*, *p*, *l*, *sa*, *m* = Fasciolen, *an* = After. (Nach *Gregory*.)

Je nach dem Aufenthaltsorte sind die Seeigel sehr verschieden organisiert. Die Bewohner bewegten Wassers besitzen dickschalige Gehäuse, und wenn wir in der Brandungszone Seeigeln begegnen, so sind sie, wie z. B. Colobocentrotus atratus zeigt (Fig. 470), oft durch ein außerordentlich stark entwickeltes Stachelkleid gegen die zerstörenden Wirkungen der Wellenschläge geschützt. Dagegen sind die im Schlammboden grabenden Seeigel, wie die Spatangiden (Fig. 474), sehr dünnschalig und tragen ein aus zwar zahlreichen, aber feinen und kurzen Stacheln bestehendes Stachelkleid.

Die primitivsten Typen unter den Seeigeln besitzen eine mehr oder weniger brotlaibförmige Gestalt mit flacher Unterseite und gewölbter Oberseite. Die pentamere Symmetrie ist bei diesen primitiven Formen sehr deutlich ausgebildet und ist auch unter den lebenden Echinoideen noch bei einer großen Zahl von Gattungen erhalten geblieben, wie z. B. bei Cidaris (Fig. 468), der als Typus eines sogenannten „regulären" Seeigels gelten kann. Diese Tiere ändern ihren Aufenthaltsort nur sehr selten und verharren, wenn sie nach den Beutezügen zu ihren Wohnplätzen zurückkehren, an bestimmten Stellen, die sie durch stetes Drehen und Bohren zu Näpfen vertiefen, wie die sehr charakteristischen, regelmäßigen Wohngruben zeigen, die sich felsbewohnende Seeigel sowohl in Kalksteinen wie auch in sehr harten Graniten und anderen kristallinischen oder vulkanischen Gesteinen auszubohren vermögen (Fig. 475[1]).

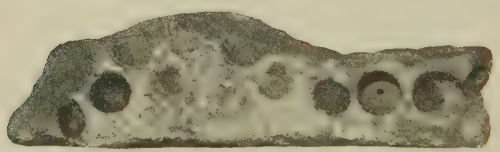


Fig. 475. Bohrlöcher von Seeigeln (Strongylocentrotus lividus) in einem Granitblock von St. Matthieu (Bretagne). Dimensionen des Stückes: 50 × 15 cm. — Ges. von Prof. Dr. J. von Szabó, Orig. in der Geol. Reichsanstalt Budapest. (Orig.)

1) Der mikrophage, von Foraminiferen lebende Heterocentrotus mammillatus (Fig. 472) verläßt seine Wohngrube nie; er erweitert sie, weiterwachsend, immer mehr, so daß sie ihm zum Kerker wird, weil die Grubenöffnung kleiner bleibt als der Durchmesser des in den Felsen eingebohrten Tieres.

Die echten Cidariden sind seit jeher ausschließlich Bewohner von Felsriffen, auf denen sie eine räuberische Lebensweise führen, wozu sie durch den Besitz eines starken Gebisses, der „Laterne des Aristoteles", vorzüglich ausgerüstet sind. Die Stacheln dienen nicht nur zum Schreiten, sondern auch zum Umklammern der Beutetiere während des Fressens. Die Cidariden eroberten später ein neues Lebensgebiet, nämlich die steilen, glatten Felswände. Während wir bei den durch die Gattungen Hemicidaris (Fig. 471) oder dem einer anderen Stammesreihe angehörenden Colobocentrotus (Fig. 470) Formen vor uns haben, die sich an das Leben an stark der Brandung ausgesetzten, glatten Felsen durch die Umformung ihres Stachelkleides zu einem dicken Keulenpanzer anpaßten, geschieht die Anpassung an die gleiche Lebensweise bei den Diadematoiden auf anderem Wege; hier bildet sich das Stachelkleid zu langen, schlanken und sehr spitzen Lanzen aus. Die Anheftung an die glatten Felswände erfolgt mit Hilfe der zahlreichen Ambulakralfüßchen. Andere Formen erobern jedoch von der Felsküste aus die lockeren Meeresgründe, wofür die triadische Gattung Anaulocidaris (Fig. 476) mit flachen, löffelförmigen Stacheln ein Beispiel bildet.

Das Verlassen der Felsböden führt zu einer lebhafteren Bewegungstätigkeit der Seeigel. Und in dem Maße, als sich die Tiere zu lebhafteren, beweglicheren Typen umbilden, vollzieht sich eine sehr wesentliche Veränderung der Körperform; die reguläre Pentamerie macht einer bilateralen Symmetrie Platz, der After verläßt seine Stellung im Scheitelschild oder in der Nähe desselben, rückt in den Interradius zwischen dem dritten und vierten Ambulakralfeld in der durch den ersten Radius laufenden bilateralen Symmetrieebene des Gehäuses gegen den Hinterrand der Schale und wendet sich im weiteren Verlaufe dieser Anpassung schließlich auf die Unterseite der Corona, um aber hier in der Nähe des Hinterrandes des Gehäuses stehenzubleiben.

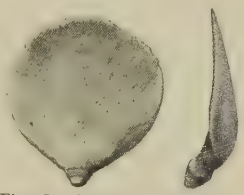


Fig. 476. Anaulocidaris testudo Bather, aus der Mitteltrias des Bakonyer Waldes (Ungarn); ein Stachel in zwei Ansichten; $^3/_2$ nat. Gr. (Nach *F. A. Bather.*)

Für alle Echinodermen ist es eine Lebensfrage, die Madreporenplatte so weit als möglich vor Verschlammung und Verunreinigung zu bewahren, wie wir dies schon bei den Crinoideen gesehen haben, bei denen es meistens, wenn sie sich in ruhigen Gewässern aufhielten, zu der Ausbildung einer langen Analröhre kam. Auch für die Seeigel besteht die Gefahr einer Verschmutzung der Madreporenplatte, wenn sich die Tiere in ruhigem Wasser aufhalten. Es ist für sie zweifellos von großem Vorteil, die Abfallstoffe des Körpers in möglichster Entfernung von der Madreporenplatte abzuführen, und diesem Lebensbedürfnisse entspricht denn wohl auch die Verlegung des Afters aus der Gegend der Madreporenplatte an das physiologische Hinterende des Körpers, ja auf die Unterseite desselben, doch darf die Afteröffnung nicht so weit verschoben werden, daß sie die Gefahr der Verschmutzung der Mundöffnung mit sich bringen würde. Sie bleibt deshalb, auf der Unterseite angelangt, am Hinterende des Gehäuses stehen.

Ohne spezielle Einrichtungen zum Schutze der Madreporenplatte würden sich die Seeigel nicht in den Meeresboden eingraben können. Beobachtungen an lebenden Seeigeln zeigen, daß Formen wie Echinocyamus pusillus es ängstlich vermeiden, beim Kriechen über weichen Schlammboden einzusinken, da ihnen besondere Schutzeinrichtungen

für die Madreporenplatte fehlen. Solche sind aber z. B. bei den im Schlamme eingegraben lebenden Herzigeln (Echinocardium) vorhanden. Hier wird von Drüsen in der Nähe der Madreporenplatte ein zäher Schleim abgesondert, der den Schlamm in der Nähe der Madreporenplatte bindet und das Eindringen von Fremdkörpern in die Löcher des Siebes verhindert, das zur Einführung des Wassers in das Ambulakralgefäßsystem dient (Fig. 473). Das zur Atmung nötige Wasser wird durch eine tiefe Rinne (Atemrinne) am Vorderrande der Schale dem Munde zugeführt.

Jene Typen, die im Schlammboden des Meeres eingegraben leben und sich durch denselben fortwühlen, sind keine makrophagen Jäger, sondern mikrophage Tiere, die große Mengen Schlamm fressen und die in ihm enthaltenen Nahrungsstoffe verdauen. Für diese Art der Ernährung sind die starken Gebisse, wie sie die räuberischen Cidariden besitzen, gänzlich überflüssig und daher auch bei diesen grabenden Typen der Seeigel verloren gegangen.

Fig. 477. Pedicellarie eines Seeigels, geschlossen und geöffnet. Proximaler Teil des Stieles nicht gezeichnet. (Nach *J. E. V. Boas.*)

Wir haben in der Gegenwart noch Vertreter aller Anpassungstypen der Seeigel erhalten, die sich als die Folgeerscheinungen einer nacheinander erfolgten Eroberung verschiedener Lebensgebiete des Meeres darstellen. Die lebenden Cidariden sind noch heute Bewohner der Felsgründe; die Diadematoidea, die sich später als die Cidarida entwickelten und die glatten, für die Cidariden unersteiglichen Felswände eroberten, leben heute noch in diesen Gebieten; die sogenannten irregulären Seeigel, die von der felsbewohnenden Lebensweise zu dem Aufenthalt auf lockeren, foraminiferenreichen Sandgründen übergegangen sind, besiedeln diese Meeresböden noch immer in großer Zahl; endlich leben noch heute die zuletzt abgezweigten und zur grabenden Lebensweise im Schlamm übergegangenen Spatangoidea unter denselben Lebensbedingungen weiter.

Die grabenden Seeigel halten sich in der Regel in großen Massen dicht nebeneinander im Schlamm auf. Dies ist durch die Art der Fortpflanzung bedingt, wobei die geschlechtsreifen Tiere, wenn auf sie ein auslösender Reiz zur Abgabe der Geschlechtsprodukte einwirkt, nach oben steigen, um diese Abgabe rasch vollziehen zu können. Die Häufigkeit vieler Seeigelarten in gewissen Gesteinen, wie z. B. in der Schreibkreide, an einigen Fundorten im Schlier Österreichs usw., deutet darauf hin, daß wir hier nicht nur den Begräbnisort, sondern auch den Todesort und den Wohnort der betreffenden Arten vor uns haben. Manche Arten, wie Strongylocentrotus lividus, finden sich in der Laichzeit in großen Massen an bestimmten Stellen, z. B. im Golfe von Triest, ein. Schließlich mag noch hervorgehoben werden, daß bei manchen Seeigeln, die eine räuberische Lebensweise führen, die als Angriffswaffen dienenden Pedicellarien Gifte ausscheiden. Wenn einem Echinocardium ein Wurm zu nahe kommt, so fahren die Stacheln auseinander, die dreizackigen Greifzangen der Pedicellarien (Fig. 477) öffnen sich, packen den Wurm und lassen eine rote Flüssigkeit ausfließen, die das ergriffene Beutetier

unter heftigen Zuckungen in wenigen Minuten tötet. Dann lösen sich die Greifzangen vom Körper ab, indem sie an einer bestimmten Stelle des Stieles abbrechen (autotomiert werden) und am Beutetier haften bleiben; sie werden später regeneriert. Hohle Giftstacheln kommen z. B. auch bei den Diadematoideen und Echinothuriden vor.

III. Ontogenie. Die Seeigel führen im Larvenzustande eine planktonische Lebensweise (Pluteuslarvenstadium). Dem biogenetischen Grundgesetze entsprechend wiederholen die Jugendformen der „irregulären" Seeigel das Vorfahrenstadium, indem sie in der Gehäuseform den Typus eines regulären Seeigels repräsentieren, wie dies bei einigen Arten sichergestellt erscheint.

IV. Systematik und Stammesgeschichte. Es kann heute wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die reguläre Pentamerie der Seeigel den ursprünglichen Zustand darstellt und daß sie diese Pentamerie von festsitzenden, ehemals gestielt gewesenen Vorfahren ererbt haben. Wir haben uns vorzustellen, daß die Ahnen der Seeigel eine Theka wie die primitiven Echinodermen besessen haben und daß sich die Tiere nach Aufgabe der mittels eines Stieles festsitzenden Lebensweise mit der Oberseite oder Mundseite der Theka dem Meeresboden auflegten, während die Aufgabe der sessilen Lebensweise bei den Thecoideen derart erfolgte, daß die Mundseite nach oben gerichtet blieb.

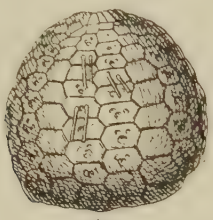
Fig. 478. Palaeodiscus ferox Salter, aus dem Silur Englands, in $^2/_1$ nat. Gr., von der Unterseite gesehen. Vom zentralen großen Mundfeld strahlen die fünf Ambulakralfelder aus. (Nach *W. J. Sollas.*)

Auf welchem Wege die Seeigel von primitiveren Echinodermen abzuleiten sind, lehren uns die unter dem Begriffe der Cystocidaroidea zusammengefaßten, ältesten Seeigeltypen aus der Silurformation. Als primitive Merkmale sind vor allem der Aufbau der Theka oder Corona aus einer großen Zahl unregelmäßig polygonaler Platten zu nennen, die noch nicht in Vertikalreihen angeordnet sind, wie Palaeodiscus ferox aus dem Obersilur Englands zeigt (Fig. 478). Sowohl die Madreporenplatte als auch die Afteröffnung liegen nicht im Scheitel des Gehäuses, sondern interradial, und zwar im gleichen Zwischenambulakralfelde zwischen dem ersten und fünften Radius. Hier ist also ein sehr wichtiger Fingerzeig für den Weg gegeben, auf dem sich die weitere phylogenetische Entwicklung der Seeigel vollzogen haben muß; die Madreporenplatte und der After rückten in den Scheitel vor und jene Fälle, in denen der After wieder interradial liegt, sind als abgeleitete Fälle anzusehen, da der After bei diesen späteren Gattungen nicht in denselben Interradius wie der Madreporit zu liegen kommt, sondern in das Interambulakralfeld zwischen dem dritten und vierten Radius. Der zentrale Mund, der auf der Unterseite liegt, besitzt ein kräftiges Gebiß.

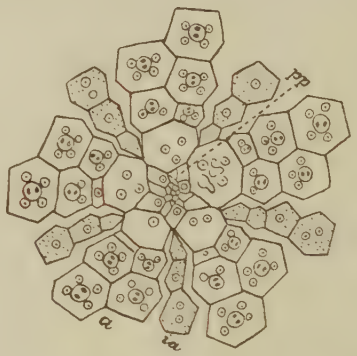
An die Ordnung der Cystocidaroidea, die als die Ahnengruppe der Seeigel betrachtet werden darf, schließen sich als die nächst höhere Ordnung die Bothriocidaroidea an, die ebenso wie Palaeodiscus und Verwandte ein kräftiges Gebiß besaßen und sonach als räuberische oder algenfressende Typen anzusehen sind. In den Interambulakral-

feldern liegt nur eine einzige Reihe von Tafeln, welche vor der Mundöffnung endet. Es scheint, daß Bothriocidaris (Untersilur Estlands, Fig. 479) einem ausgestorbenen, frühzeitig erloschenen Seitenzweig des Seeigelstammes angehört, der nicht als die Ahnengruppe der höheren Gruppen betrachtet werden darf.

Auch die Beziehungen der dritten Ordnung, die als die der Palaeoregularia abgegrenzt wird, zu den höheren Formenreihen sind noch unsicher. Es



A



B

Fig. 479. Bothriocidaris Eichw. Untersilur Estlands. A: B. Pahleni Fr. Schmidt, von der Seite, 2mal vergrößert. (Nach *Fr. Schmidt.*) — B: B. globulus Eichw. Schema der Scheitelregion, vergrößert. *a* = Ambulakraltafeln mit untereinander stehenden Poren, die von Stachelwärzchen umgeben sind; *ia* = Interambulacra; *pp* = Täfelchen des Periprokt. (Nach *O. Jaekel.*)

sind reguläre Seeigel der Familie der Melonitidae (= Palechinidae) aus dem Obersilur bis Unterkarbon, vertreten durch die Gattungen Palechinus (Fig. 480) und Melonites (Fig. 481), die 3—14 Tafelreihen in den Interradien und 2—20 in den Radialfeldern besitzen. Bei den gleichfalls zu dieser Ordnung gerechneten Archaeocidaroidea, repräsentiert durch die karbonische Gattung Archaeocidaris und zahlreiche Verwandte, liegen die genetischen Beziehungen zu den Cidaroidea bereits klarer zutage. Die Angehörigen der Gruppe der Archaeocidaroidea sind vom Devon bis zum Perm bekannt.

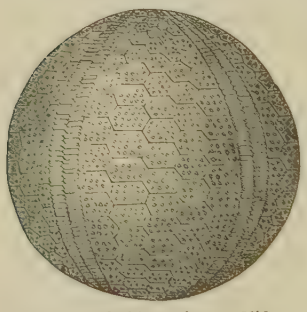


Fig. 480. Palechinus elegans M'Coy. Unterkarbon, Irland. Nat. Gr. Nach *Bailey.*)

Im Perm erscheint zum ersten Male eine Gattung (Miocidaris), die mit Sicherheit dem Kreise der heute noch in Blüte stehenden Cidaroidea eingereiht werden kann. Sie reicht noch in die Trias hinauf, wird hier von einigen anderen verwandten Gattungen begleitet und gehört wohl sicher dem Ahnenkreise der Gattung Cidaris an. Schon im oberen Jura gehören die Cidariden zu häufigen Bewohnern der Korallenriffe und haben schon damals eine gleiche Lebensweise wie die rezenten Formen geführt.

Im Perm gingen aus den Cidaroidea die Diadematoidea hervor. Diese seit dem Tertiär an Häufigkeit zunehmende, aber schon im Lias aufstrebende Gruppe hat sich dem Leben auf glatten Felswänden (vgl. oben) angepaßt und frühzeitig die für diese Lebensweise notwendigen Anpassungsmerkmale erworben. Die Gattung Acrosalenia aus dem Dogger Englands ist in phylogenetischer Hinsicht deshalb wichtig, weil sie die beginnende Abwanderung des Afters aus dem Scheitelschild in das Feld zwischen dem dritten und vierten Radius deutlich erkennen läßt (Fig. 482).

Bis zur Jurazeit waren die lockeren Sandböden von den Seeigeln mit wenigen Ausnahmen gemieden. An der Grenze der Trias- und Jurazeit treten aber bereits die ersten Formen auf, die durch eine Verlegung des Afters nach hinten und die Ausbildung einer bilateralen Symmetrie zeigen, daß zu dieser Zeit die Eroberung dieses für die Seeigel bisher fremden Lebensraumes begann, in dem sie sich seither in immer steigender Fülle zu hoher Blüte entwickelt haben. Man hat bisher die Gattung Pygaster (Fig. 483) als eine Ausgangstype der „irregulären" Seeigel angesehen, aber Tornquist hat dargelegt, daß wir in ihr nur die Ahnengattung eines kleinen, bald erlöschenden Formenkreises zu erblicken haben, während die Gattungen Holectypus (Fig. 484), Galeropygus und Pyrina (Fig. 485) als die Ausgangsformen dreier weiterer Formenreihen der „Irregulares" zu betrachten sind. Die Irregulares dürfen daher nicht mehr als geschlossene Einheit den Regulares gegenübergestellt werden. Als die älteste irreguläre Formenreihe ist die Gruppe der Clypeasteroidea anzusehen, die bis in den Lias zurückverfolgt werden kann, ihre Hauptentwicklung aber im Tertiär erreicht hat, aus dem eine große Zahl verschiedener Arten in reicher Individuenzahl vorliegt. Hierher gehören z. B. die Gattungen Clypeaster (Fig. 466, 486) und Scutella (Fig. 467). Bezeichnend für Clypeaster sind die ungemein kräftigen, sehr zahlreichen Stützpfeiler im Inneren der Schale (Fig. 486), ein trefflicher Schutz gegen die Schläge der Brandungswellen.

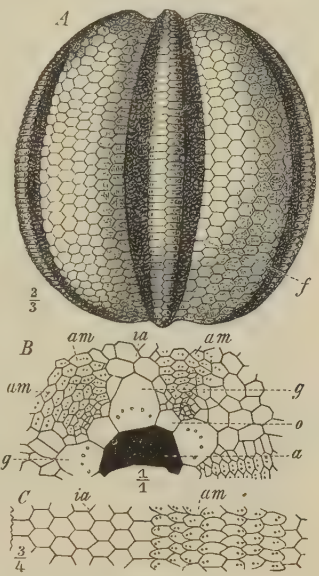


Fig. 481. Melonites multiporus Norw Unterkarbon, St. Louis, Missouri. A von der Seite, B Scheitelregion, C Schema eines ambulakralen und interambulakralen Feldes, a = After, m = Ambulakraltafeln, g = Genitaltafeln, f = Furchen in den Ambulakralregionen, ia = Interambulakraltafeln, o = Ocellar- (Terminal-)Tafeln. Nat. Gr. (Nach *Steinmann*.)

Von der Eroberung der lockeren Sandböden war nur mehr ein kleiner Schritt zur Annahme der Lebensweise auf den Schlammböden der Meere und dem Übergange zur grabenden Lebensweise, der von den

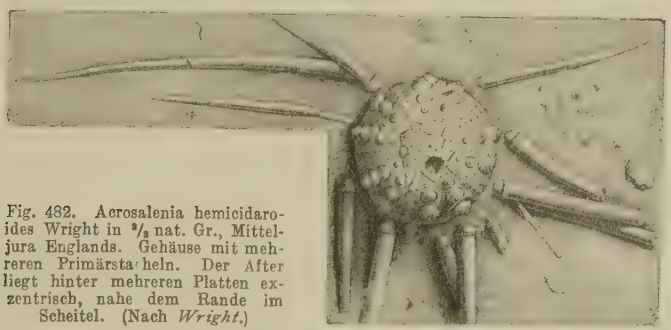


Fig. 482. Acrosalenia hemicidaroides Wright in $^1/_2$ nat. Gr., Mitteljura Englands. Gehäuse mit mehreren Primärstacheln. Der After liegt hinter mehreren Platten exzentrisch, nahe dem Rande im Scheitel. (Nach *Wright*.)

Spatangoidea (Fig. 474) im oberen Jura vollzogen wurde. In der unteren Kreide beginnend, erreichen die Spatangoidea rasch eine hohe Blüte, zerfallen schon in der oberen Kreide in eine große Zahl verschiedener Formenreihen und bilden nunmehr die Hauptmasse der rezenten

Seeigel. Hierher gehören die Gattungen Echinocardium (Fig. 473), Collyrites (Fig. 465), Ananchytes (Fig. 487), Linthia (Fig. 488), Pygurus (Fig. 489) sowie zahlreiche andere Gattungen.

V. Erhaltungszustand und geologische Bedeutung der fossilen Echinoidea. Die fossilen Seeigel überragen an Zahl die lebenden Arten sehr bedeutend. Nur ungefähr 300 Arten sind aus den Meeren der Gegenwart bekannt, während ihnen etwa 2500 fossile Arten gegenüberstehen.

Die kalkigen Skelette der Seeigel haben die Erhaltung zahlreicher Reste ermöglicht, da das zierliche Gitterwerk, aus dem die Kalktafeln und Stacheln bestehen, leicht mit Lösungen von kohlensaurem Kalk imprägniert werden konnte und das Skelett infolgedessen in Gestalt von Kalkspatkristallen erhalten geblieben ist. Da sich in dem das Skelett bildenden Gitterwerk die Kalkkörper zu siebartigen, parallelen Blättern anordnen, spalten sich die derart imprägnierten Skelette nach den Blattflächen leicht durch, so daß sich dann ebenso wie die einzelnen Stielglieder der Seelilien auch die Tafeln und Armstücke der Seeigel als je ein Kristallindividuum erweisen, das in Gestalt von Rhomboëdern spaltet (Fig. 490).

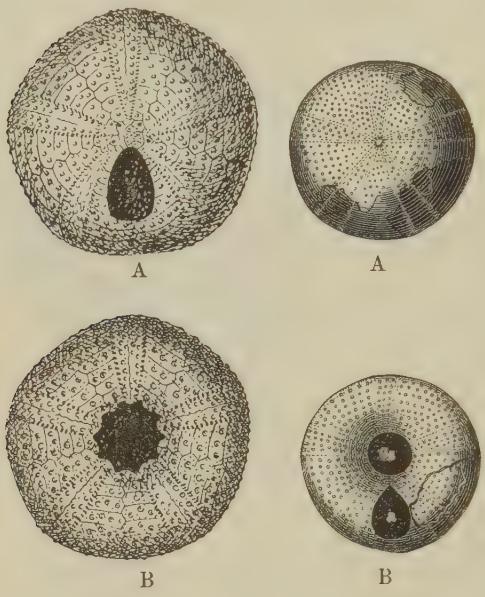


Fig. 483. Fig. 484.

Fig. 483. Pygaster umbrella Ag., Oberjura Frankreichs. A Oberseite mit großer Madreporentafel im Scheitel und großer Afterlücke; die hintere Genitaltafel fehlt. B Unterseite. (Nach *Cotteau.*)

Fig. 484. Holectypus orificatus Schloth. Oberjura Bayerns. A Oberseite, B Unterseite. *Os* = Mundlücke. *a* = Afterlücke. (Nach *v. Zittel.*)

Fig. 485. Pyrina incisa Ag., aus dem Neokom von Berklingen in Braunschweig. *a* = After, *os* = Mundöffnung. Links von oben, rechts von unten, in der Mitte seitlich gesehen. (Nach *Zittel.*)

Das im allgemeinen feste Gefüge der Gehäuse hat zur Folge, daß in den meisten Fällen die ganzen Kapseln erhalten geblieben sind und nur dort in gebrochenem Zustande vorliegen, wo sie entweder von räuberischen Tieren zerbissen worden sind oder wo die Brandung die Gehäuse zerbrach. Meist sind aber die Gehäuse ihrer Stacheln beraubt und finden sich isoliert von diesen im Gestein; mitunter kommt es zu einer lokalen Anhäufung von Stacheln. Die Kiefergebisse sind, da sie nur locker mit dem Skelett verbunden sind,

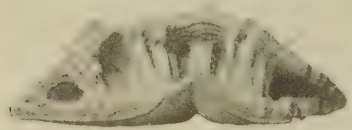


Fig. 486. Stützpfeiler im Inneren der Schale von Clypeaster aegytiacus aus dem Pliozän des „Djebel Shellul" bei Gizeh, Ägypten. — $^1/_2$ nat. Gr. (Orig.)

äußerst selten erhalten geblieben; auch die Tafeln der Mundregion und des Scheitelschildes sind oft verloren gegangen. Auffallend ist das vollständige Fehlen jugendlicher Individuen in Gesteinen, die von tausenden Resten erwachsener Exemplare erfüllt sind, wie in den Seeigelschichten der weißen Schreibkreide oder in den an Clypeastern reichen Leithakalkbildungen des Wiener Beckens usw. Dies scheint dadurch bedingt zu sein, daß die Gehäusetafeln der Jugendformen noch nicht so fest untereinander verbunden sind wie im erwachsenen Zustand, so daß sie bei der Fossilisation leicht auseinander fallen. In einzelnen Fällen kommen Verkieselungen des Gehäuses vor und endlich sind auch viele fossile Seeigel nur in Gestalt

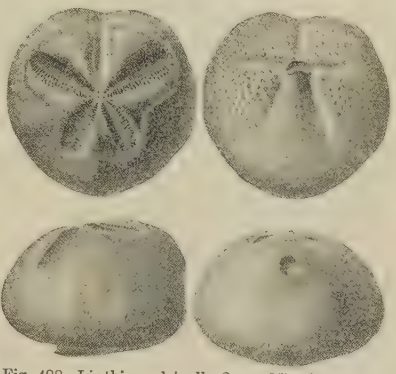
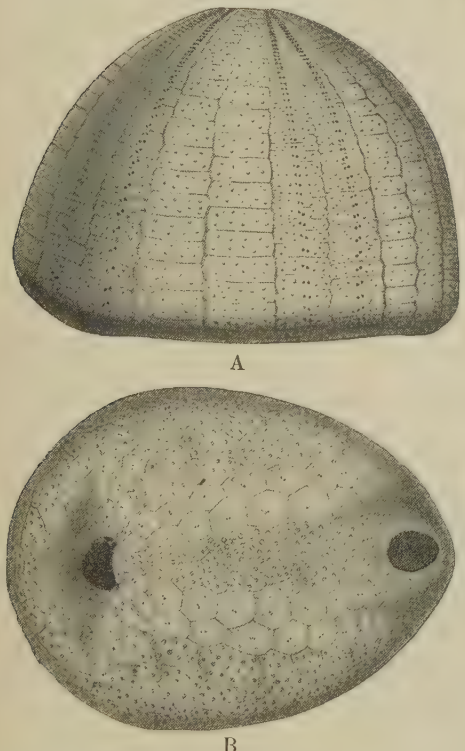


Fig. 488. Linthia pulcinella Opp., Mitteleozän von Verona, in ½ nat. Gr. (Nach *P. Oppenheim.*)



A B

Fig. 487. Ananchytes (Echinocorys) ovata Leske, nat. Gr. — Senone Schreibkreide Westfalens. A von der Seite, B von unten. Mund vorn, queroval; After dicht unter dem Hinterrand. (Nach *Goldfuss.*)

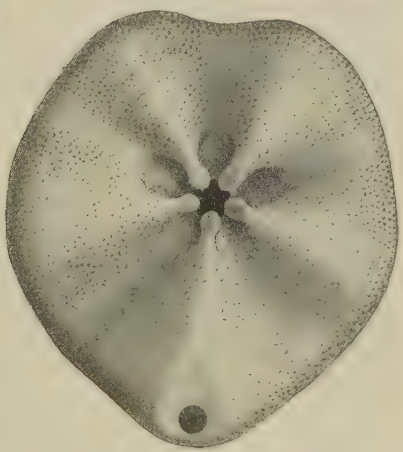


Fig. 489. Pygurus rostratus Ag. Unterkreide (Neokom), Schweiz. Unterseite mit Floszelle um den zentralen Mund. (Nach *de Loriol.*)

von Steinkernen oder Abdrücken erhalten. Solche Kieselsteinkerne, die namentlich in der weißen Schreibkreide häufig auftreten, sind durch das nordische Inlandeis in der Eiszeit als Moränengeschiebe weithin über Mitteldeutschland verstreut worden.

Da die Seeigel die am spätesten abgezweigte Seitenlinie des Echinodermenstammes bilden und ihre Entstehung in eine Zeit fällt, aus der wir bereits zahlreiche Fossilreste kennen, so sind ihre Reste nicht nur in stammesgeschichtlicher Beziehung sehr wichtig, sondern auch in stratigraphischer Hinsicht. Die meisten Seeigel sind als ausgezeichnete

„Leitfossilien“ zu verwenden, wenn wir von den Gattungen absehen, die nahezu unverändert durch sehr lange Zeiträume der Erdgeschichte durchlaufen, wie z. B. Cidaris, eine Gattung, die sich ohne wesentliche Veränderungen vom Perm bis zur Gegenwart erhalten hat.

Zweite Unterklasse: Holothurioidea.

Die Holothurien oder Seewalzen bilden die letzte große Gruppe des Echinodermenstammes. Wie die Seeigel von sessilen Vorfahren abstammend, von denen sie die Pentamerie der Ambulakralzonen übernommen haben, sind sie abweichend von allen übrigen Echinodermen dahin spezialisiert, daß sie mit einer Seite des Körpers dem Boden aufliegen, so zwar, daß drei Ambulakralfelder (das „Trivium“) auf die physiologische Ventralseite des Tieres, die restlichen zwei Ambulakren (das „Bivium“) aber auf die physiologische Dorsalseite des Tieres zu liegen kommen. Der Mund liegt am Vorderende, der After am Hinterende des Tieres, und die Ambulakralzonen laufen vom Munde bis zum After. Die Ambulakralfüße des Triviums dienen als Bewegungsorgane, die des Biviums als Tastapparate. Der Mund ist von einem Tentakelkranz umgeben (Fig. 383).

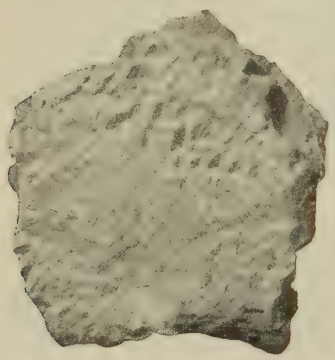


Fig. 490. Kalkspatrhomboëder im Skelett eines Seeigels aus dem Miozän von Kalksburg bei Wien. ½ nat. Gr. (Orig.)

Die Paläozoologie ist kaum imstande, etwas Wesentliches zur Geschichte dieser interessanten und eine große Zahl verschiedener Typen umfassenden Gruppe beizutragen. Dies ist dadurch bedingt, daß die Holothurien kein geschlossenes Skelett wie die übrigen Echinodermen besitzen oder seit dem Kambrium besessen haben, sondern daß die in der Haut und in den Ambulakralanhängen liegenden festen Kalk-

Fig. 491. Pelagothuria Ludwigi Chun, eine pelagisch lebende, planktonische Holothurie. (Nach *Chun*.)

körperchen nur lose verstreut sind und daher sehr selten in größeren Mengen auftreten. Man kennt solche Kalkkörperchen, die eine sehr charakteristische Gestalt besitzen, aus Ablagerungen der Karbonformation (diese Reste sind jedoch nicht mit Sicherheit den Holothurien zuzuweisen), der Jura- und Kreideformation sowie aus der Tertiärzeit. Sie sind für die Phylogenie der Holothurien schon darum bedeutungslos, weil es kaum möglich ist, die systematische Stellung dieser Reste genauer zu bestimmen.

Von größerer Wichtigkeit sind dagegen die von Ch. D. Walcott im mittleren Kambrium Nordamerikas gemachten Funde verschie-

dener Holothurien, die ein hohes Alter dieses Echinodermenstammes beweisen. Die Gattung Mackenzia scheint der noch lebenden Familie der Synaptiden, die Gattung Laggania den Holothuriiden anzugehören; von besonderem Interesse ist jedoch die Entdeckung einer Form, die in ihrer Anpassungstype auffallend der lebenden Pelagothuria (Fig. 491) entspricht, der einzigen heute bekannten pelagisch lebenden, planktonischen und medusenähnlichen Holothurie; sie ist als Eldonia Ludwigi unterschieden worden und stellt, wenn auch vielleicht keine direkt verwandte, so doch zum mindesten eine konvergent an dieselbe Lebensweise wie Pelagothuria angepaßte Form dar, bei der neben dem scheibenförmigen Schirm noch verschiedene Einzelheiten der Organisation, wie Darm, Ringkanal und Radiärkanäle, deutlich erkennbar sind.

Unterstamm: Chaetognatha.

Klasse: Sagittoidea.

Die durch die lebende Sagitta (Pfeilwurm) vertretene, einen selbständigen Unterstamm der Deuterostomia bildende Gruppe der Chaetognathen oder Pfeilwürmer ist uns durch einen einzigen Fund auch fossil bekannt geworden, und zwar aus dem mittleren Kambrium von Britisch-Kolumbien. Obwohl es immerhin möglich ist, daß Amiskwia sagittiformis (Fig. 492) nur durch eine weitgehende Konvergenz zu der auffallenden Übereinstimmung in der allgemeinen Körperform mit Sagitta gelangt ist und vielleicht einer anderen Gruppe des Tierreiches angehört, so ist doch einstweilen festzuhalten, daß im Kambrium eine Type auftritt, die sich in auffallender Weise dem Typus der lebenden Sagitta nähert, wodurch das hohe geologische Alter dieser Gruppe bewiesen wäre. Das Tier ist klein (20 mm lang), als dünnes Häutchen auf den Schieferplatten erhalten und läßt deutlich das Vorhandensein von Lateralflossen sowie der Schwanzflosse erkennen, deren Gestalt besonders an die der lebenden Gattung Spadella erinnert.

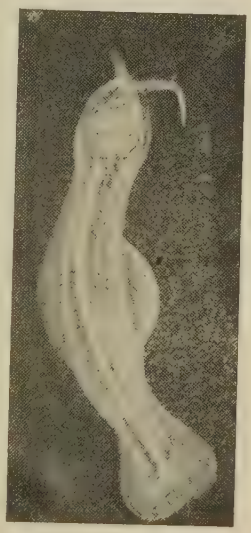


Fig. 492. Amiskwia sagittiformis Walc. Mittelkambrium von Britisch Kolumbia. $^3/_1$ nat. Gr. (Nach *Walcott*.)

Unterstamm: Vertebrata.

Die am höchsten spezialisierten Tiere, die Wirbeltiere, sind in paläozoologischer Hinsicht weitaus am wichtigsten unter allen fossilen Vertretern des Tierreiches. Ihre große Bedeutung liegt vor allem darin, daß die erhaltungsfähigen Hartteile des Körpers der Hauptsache nach aus inneren Skelettbildungen bestehen und daher zur Beurteilung der Gesamtorganisation von ungleich höherer Bedeutung sind als die Überreste jener Tiere, die nur ein Außenskelett besitzen. Die Erforschung der fossilen Wirbeltiere hat daher in erster Linie auf Grundlage der vergleichenden Anatomie der Skelettbildungen zu erfolgen, deren genaueste Kenntnis unerläßlich ist, wenn wir aus den Resten der fossilen Wirbeltiere Aufschlüsse über ihre Stammesgeschichte gewinnen wollen; ohne diese Grundlage der vergleichenden Anatomie oder Morphologie muß die Beschäftigung mit den fossilen Vertebraten zu einer vielleicht in

geologischer, d. h. stratigraphischer Hinsicht wertvollen, aber in zoologischer und phylogenetischer Hinsicht wertlosen Arbeit herunterSinken.

Stellt uns somit die vergleichende Anatomie die grundlegende Untersuchungsmethode für die fossilen Wirbeltiere dar, so werden die mit ihrer Hilfe gewonnenen Ergebnisse in sehr wesentlicher Hinsicht durch die Anwendung der paläobiologischen Untersuchungsmethode ergänzt. Hier sind zuerst die Beziehungen zwischen der Lebensweise und der Gesamtorganisation sowie der Gestalt der einzelnen Organe festgestellt und die durch die Lebensweise bedingten Anpassungen oft bis in die letzten Einzelheiten erforscht worden. In keiner anderen Gruppe des Tierreiches ist es bis jetzt möglich gewesen, eine so große Zahl von Konvergenzerscheinungen wie bei den Wirbeltieren festzustellen. Diesem Umstande verdanken wir es auch, daß wir verhältnismäßig sehr ein-

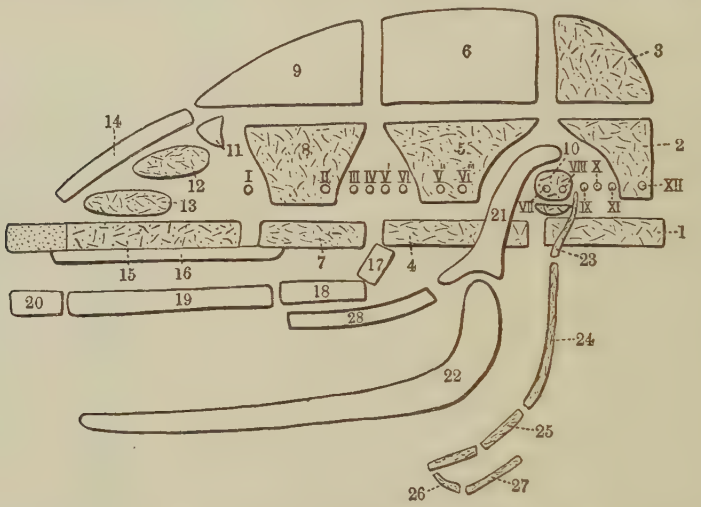


Fig. 493. Diagramm eines Säugetierschädels, von der linken Seite gesehen. (Nach *W. H. Flower*, abgeändert von *S. H. Reynolds*.) 1 Basioccipitale, 2 Exoccipitale, 3 Supraoccipitale, 4 Basisphenoid, 5 Alisphenoid, 6 Parietale, 7 Praesphenoid, 8 Orbitosphenoid, 9 Frontale, 10 Perioticum (darunter das Tympanicum), 11 Lacrymale, 12 Ethmoturbinale, 13 Maxilloturbinale, 14 Nasale, 15 Mesethmoid, 16 Vomer, 17 Pterygoid, 18 Palatinum, 19 Supramaxillare, 20 Praemaxillare, 21 Squamosum, 22 Mandibula, 23 Tympanohyale, 24 Stylohyale, 25 Epihyale, 26 Basihyale, 27 Thyrohyale, 28 Jugale. (Zwischen 25 und 26: Ceratohyale.) Die lateinischen Ziffern bezeichnen die Nerven.

gehend über die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Gruppen der Wirbeltiere und über den Verlauf der Stammesgeschichte innerhalb der einzelnen Formenreihen unterrichtet sind, wenn auch immerhin noch genug Lücken bestehen. Die wichtigsten Ereignisse der Geschichte der Wirbeltiere liegen aber schon heute klar zutage, und wir verdanken dies dem Umstande, daß die Entwicklung der Wirbeltierstämme in eine späte geologische Zeit fällt und nicht so weit zurückliegt wie bei den meisten Stämmen der wirbellosen Tiere.

Das Skelett der Wirbeltiere umfaßt zwei Formen des Gewebes, die den tiefer organisierten Tieren fehlen: Knochen und Dentin.

Die Knochen sind entweder epidermalen oder mesodermalen Ursprungs. Diese verschiedene Herkunft tritt mitunter sehr deutlich zutage, aber in vielen Fällen verwischen sich die scharfen Unterschiede. So besteht der Säugetierschädel aus zu einem geschlossenenGefüge vereinigten Knochen, die teils dem Mesoderm ihren Ursprung verdanken

und als Knorpelknochen unterschieden werden, weil sie knorpelig präformiert sind, teils aus Knochen, die aus Hautpartien hervorgegangen sind und daher als Hautknochen oder als Deckknochen bezeichnet werden. In dem Schema der Knochen des Säugetierschädels (Fig. 493) sind die Hautknochen weiß gelassen, die Knorpelknochen dagegen gestrichelt. Ist hier eine feste Verbindung dieser beiden heterogenen Knochentypen zu einem einheitlichen Skelettgebilde festzustellen, so sehen wir, daß bei den Fischen die Verhältnisse viel primitiver sind, da bei den Knochenfischen der knorpelig präformierte Schädel, das Chondrocranium oder der Knorpelschädel, von einer Reihe von Hautknochen überlagert und ummantelt wird und die Hautknochen von den Knorpelknochen daher leicht unterschieden werden können.

Die erste genauere Untersuchung des Wirbeltierskelettes ist am Menschen durchgeführt worden. Die meisten Bezeichnungen der vergleichenden Osteologie sind daher zuerst für das menschliche Skelett aufgestellt worden. Von hier aus hat dann die Untersuchung sich weiter auf die nächstverwandten Säugetiere, dann auf die Reptilien und Vögel, dann auf die Amphibien und endlich auf die Fische erstreckt. Wenn es aber auch gelungen ist, die einzelnen Elemente des Menschenskelettes bei den übrigen Säugetieren, wenn auch in verschiedener Ausbildung und vermehrt um verschiedene, beim Menschen rudimentär gewordene Elemente aufzufinden, und wenn es auch weiter gelang, diese vergleichenden Untersuchungen auf die Reptilien, Vögel sowie auf die Amphibien auszudehnen, so ist doch durch das Bestreben, die Elemente des Skelettes der höheren Vertebraten bei den Fischen wiederzufinden, für die Skelettelemente der Knochenfische vorschnell eine Terminologie angewendet worden, die nach neueren Untersuchungen keineswegs in dem Maße gilt, wie man früher allgemein angenommen hat. Die Schädelknochen der Knochenfische sind keineswegs ausnahmslos den Knochen des Schädels der höheren Vertebraten homolog, sondern stellen vielfach nur analoge Bildungen dar, die mit denen der vierfüßigen, höheren Wirbeltiere nicht identifiziert werden dürfen. Auch die Versuche, das Gliedmaßenskelett der höheren Wirbeltiere auf das Flossenskelett der Knochenfische zurückzuleiten, haben sich, wenigstens in dem Umfange, den man in früherer Zeit als eine bewiesene Tatsache anzusehen pflegte, als unhaltbar erwiesen. Ebenso ist es bisher nicht möglich gewesen, das Flossenskelett der Knochenfische auf das der Haifische zurückzuführen, und infolgedessen sind auch die verschiedenen anatomischen Bezeichnungen der ungefähr analog funktionierenden Skelettelemente der Gliedmaßen der Haifische, Knochenfische und Tetrapoden entsprechend dieser Erkenntnis abzuändern.

Man hat vielfach bei der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere den Standpunkt vertreten, daß gleichartig funktionierende Organe bzw. Skelettelemente auch in morphologischer Hinsicht identisch sind. Daß dies unrichtig ist, geht z. B. aus den vergleichenden Untersuchungen über den Aufbau der Wirbelsäule hervor. Der „Wirbel“ ist nur ein physiologischer, aber kein morphologischer Begriff. Wie die Untersuchungen über den Bau der Wirbel der verschiedenen Fische und der Tetrapoden zeigen, ist der Wirbelkörper bei den Angehörigen der verschiedenen Stämme auf verschiedenen Wegen entstanden. Entweder entsteht der Wirbelkörper (= Wirbelzentrum) durch Knorpelbildung und spätere Verkalkung der Chordafaserscheide (Chordawirbel der Haifische), oder die Wirbelkörperbildung erfolgt unter Ausschluß der

Chordascheide nur aus dem perichordalen, d. h. die Chorda umgebenden Bindegewebe (Bogenwirbel der Knochenfische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere).

Liegen also in dieser Hinsicht zwei fundamental verschiedene Wege der Wirbelbildung vor, so sind auch innerhalb der beiden Hauptgruppen — Chordawirbel und Bogenwirbel — namentlich aber innerhalb des Kreises der Formen mit Bogenwirbeln — verschiedene Wege der Entstehung des Wirbelkörpers zu unterscheiden, die uns zeigen, daß dasselbe Endresultat in funktioneller Hinsicht auf ganz verschiedenen Wegen erreicht werden kann.

Der langgestreckte Körper der ältesten Wirbeltiere war von einem ungegliederten Strang, der Rückensaite oder Chorda dorsalis, durchzogen. Über dieser verläuft das Rückenmark als hinterer Abschnitt des Nervenrohrs, während der vordere zum Gehirn differenziert wird. Die Chorda dorsalis findet sich auch heute noch bei zahlreichen tiefstehenden Vertebraten, wie z. B. unter den Fischen bei den Holocephalen, Dipneusten, Polyodontiden und Acipenseriden, verliert aber im Verlaufe der Stammesgeschichte allmählich ihre Bedeutung, indem sie von außen her durch anfangs knorpelige und später knöcherne Bildungen eingeengt und schließlich rudimentär wird. Ihre Lage ist auch noch an erwachsenen Säugetierwirbeln durch je ein Grübchen auf der Mitte der Vorder- und Hinterseite des Wirbelkörpers bezeichnet, jene Stellen, an denen beim Embryo die Chorda ausgebildet war, aber außer diesen Resten ist sie nur auf Rudimente zwischen je zwei Wirbelkörpern beschränkt und spielt keine Rolle mehr. Im Gegensatze zur Chorda dorsalis behält dagegen das Rückenmark seine Bedeutung bis zu den letzten und am höchsten spezialisierten Ausläufern des Wirbeltierstammes bei.

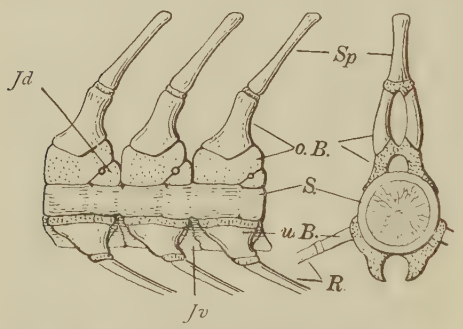


Fig. 494. Ein Teil der Wirbelsäule des Störs (Acipenser sturio), von links und im Querschnitte gesehen. *o.B.* = Basidorsale, *u.B.* = Basiventrale, *Jd* = Interdorsale, *Jv* = Interventrale, *S* = Chordascheide, *R* = Rippe, *Sp* = Neurapophyses. (Nach *R. Hertwig.*)

Beide Längsstränge, die Chorda wie das Rückenmark, sind ursprünglich ungeschützt gewesen; aber schon frühzeitig erfolgte im Laufe der Stammesgeschichte die Ausbildung von Schutzhüllen, zuerst um das Rückenmark in Form von kleinen Spangen oder bogenförmigen Stücken in Gestalt von Wirbelringen, die sich zuerst zu Halbringen, dann zu Vollringen und endlich zu geschlossenen Hüllen vereinigen und nicht nur das Rückenmark, sondern auch ein über demselben verlaufendes Längsband schützend umschließen. Ebenso bildet sich auch auf der Unterseite der Chorda dorsalis ein zuerst aus knorpeligen und später aus knöchernen Bogenstücken gebildeter Ring um die auf der Unterseite der Chorda verlaufende Aorta. Diese Ausbildung von Schutzhüllen ist, soweit die paläozoologischen und embryologischen Untersuchungen gelehrt haben, stets der Ausbildung eines knorpeligen oder knöchernen Wirbelkörpers vorangegangen.

Gehen wir von einer primitiveren Type unter den Knochenfischen oder Teleostomen aus, wie vom Stör (Acipenser sturio, Fig. 494), so

finden wir einen „Wirbel" aus einer größeren Zahl einzelner Bogenstücke oder „Arcualia" aufgebaut. Die oberhalb der Chorda dorsalis liegenden „dorsalen Arcualia" sind paarig entwickelt und bestehen aus folgenden Hauptstücken:

1. Basidorsalia. Sie umschließen das Nervenrohr sowohl von oben als von den Seiten her, sind ursprünglich getrennt angelegt, verschmelzen aber frühzeitig miteinander zu der Neurapophyse oder dem Dornfortsatz. Das äußerste Ende kann abgeschnürt sein und stellt dann die Suprabasidorsalia dar.

2. Interdorsalia. Liegen an der Hinterseite und Unterseite der Basidorsalia und dienen als Füllstücke zwischen den Basidorsalia je zweier aneinander schließender Wirbel.

Auf der Unterseite der Chorda liegen die „ventralen Arcualia", die gleichfalls paarig entwickelt sind. Sie umfassen:

3. Basiventralia. Umschließen die Aorta von unten her und bilden den Hämalbogen oder die Hämapophyse.

4. Interventralia. Sie korrespondieren mit den Interdorsalia der Oberseite des Wirbels und bilden Füllstücke zwischen je zwei aufeinander folgenden Basiventralia.

Diese vier Paare von Bogenelementen werden bei den verschiedenen Stämmen der Wirbeltiere in ganz verschiedener Weise zum Aufbau eines „Wirbelkörpers" verwendet, der dadurch entsteht, daß sich aus den in verschiedenem Grade entwickelten Bogenstücken ein geschlossener Wirbelkörper, ein „Bogenwirbelkörper", ausbildet. In der Regel verschmelzen die Bogenelemente in der Mittellinie untereinander, so daß, ebenso wie die Basidorsalia die Neurapophyse bilden, die Basiventralia zu einem Hypocentrum, die Interdorsalia zu einem Pleurocentrum superius und die Interventralia zu einem Pleurocentrum inferius verschmelzen. Schon innerhalb des Kreises der Amphibien können wir nicht weniger als sechs verschiedene Wege der Wirbelbildung verfolgen, da die Anteilnahme der verschiedenen Bogenstücke am Aufbau des Wirbelkörpers oder Wirbelzentrums eine durchaus ungleichartige ist. Je nach dem verschiedenen Ausmaß der Anteilnahme der vier Paare von Arcualien an der Wirbelkörperbildung unterscheiden wir: 1. den rhachitomen, 2. den stereospondylen, 3. den embolomeren, 4. den pseudozentralen, 5. den notozentralen und endlich 6. den gastrozentralen Wirbelkörpertypus. Die Reptilien, Vögel und Säugetiere folgen ausschließlich dem letzteren Typus. Die folgende Tabelle zeigt diese Unterschiede der Hauptwirbeltypen der vierfüßigen Wirbeltiere oder Tetrapoden, woraus klar hervorgeht, daß der „Wirbel" nur ein physiologischer, aber kein morphologischer Begriff ist[1]).

Die Wirbel stehen mit Rippen in Verbindung, unter denen die Ventralrippen und Dorsalrippen zu unterscheiden sind. Die Ventralrippen sind als Abschnürungen der Basiventralia anzusehen; wo sie selbständig entwickelt sind, liegen sie der Innenseite der ventralen Partie der Rumpfmuskulatur an und umfassen somit den oberen Teil der Leibeshöhle; dieser Fall ist bei den Knochenfischen (Teleostomen) gegeben. Dagegen liegen bei den Elasmobranchiern (Haifischen, Rochen, Seekatzen) die Rippen zwischen der ventralen und der dorsalen Partie der Rumpfmuskulatur und werden daher als Dorsalrippen von den Ventralrippen unterschieden. Die vierfüßigen Vertebraten besitzen nur Dorsal-

1) Vgl. O. Abel, Die Stämme der Wirbeltiere, Leipzig 1919, S. 221.

Schematische Übersicht der Hauptwirbeltypen der Tetrapoden.

Wirbeltypen der Tetrapoden	Basidorsalia (Neurapophyse)	Basiventralia (Hypocentrum)	Interdorsalia (Pleurocentrum superius)	Interventralia (Pleurocentrum inferius)	Aufbau des Wirbelkörpers
I. Rhachitom (z. B. Cacops) (S. 364)	vorhanden	vorhanden, i. d. R. die Hauptmasse des Wirbelkörpers bildend	vorhanden	i. d. R. vorhanden, die kleinsten der vier Paare Bogenelemente darstellend, aber zuweilen verloren (z. B. im Rumpf von Archegosaurus)	Aus allen (vier Paar) Elementen aufgebaut, die entweder getrennt bleiben oder partiell verschmelzen. Den Hauptanteil am Aufbau des Wirbelkörpers haben die Basiventralia. Die Interventralia können verloren gehen.
II. Stereospondyl (z. B. Mastodonsaurus) (S. 362)	vorhanden	vorhanden, die Hauptmasse des Wirbelkörpers bildend.	verloren	rudimentär (z. B. in der hinteren Rumpfregion von Mastodonsaurus knorpelig).	Aus den zu einem einheitlichen Gebilde verschmolzenen Basidorsalia und Basiventralia aufgebaut, während die Interventralia rudimentär und die Interdorsalia verloren sind.
III. Embolomer (z. B. Cricotus) (S. 358)	vorhanden	vorhanden (zusammen mit den Basidorsalia die vordere Hälfte des Wirbels bildend)	vorhanden	vorhanden (zusammen mit den Interdorsalia die hintere Hälfte des Wirbels bildend)	Basidorsalia und Basiventralia einerseits und Interdorsalia und Interventralia andererseits bilden je einen gleichgroßen Wirbel, so daß ein „Doppelwirbel“ entsteht. Die vordere Scheibe bildet den „Hauptwirbel“ mit Neurapophyse und Rippenansatzstellen, die hintere den „Zwischenwirbel“.

Schematische Übersicht der Hauptwirbeltypen der Tetrapoden.

Wirbeltypen der Tetrapoden	Basidorsalia (Neurapophyse)	Basiventralia (Hypocentrum)	Interdorsalia (Pleurocentrum superius)	Interventralia (Pleurocentrum inferius)	Aufbau des Wirbelkörpers
IV. Pseudozentral (alle Urodelen) (S. 358)	vorhanden, i. d. R. die Hauptmasse des Wirbelkörpers bildend	i. d. R. vorhanden, nur im Rumpfabschnitt der lebenden Urodelen zurücktretend oder ganz reduziert	vorhanden, aber stets knorpelig und mit den Interventralia verschmolzen, am Aufbau des knöchernen Wirbels nicht beteiligt	vorhanden, aber stets knorpelig	Hauptmasse des Wirbelkörpers von den Basidorsalia gebildet, die mitunter als „Pseudocentrum" den Wirbelkörper allein zusammensetzen.
V. Notozentral (alle Anuren) (S. 358)	vorhanden	i. d. R. vorhanden, mit den Basidorsalia verschmolzen; selten (z. B. bei Pipa, Bombinator) ganz verloren gegangen	vorhanden, die Hauptmasse des Wirbelkörpers bildend	ursprünglich vorhanden, später von den Interdorsalia verdrängt und verloren gegangen	Hauptmasse des Wirbelkörpers von den Interdorsalia gebildet; die Interventralia sind entweder mit den Interdorsalia verwachsen oder fehlen ganz („Notocentrum").
VI. Gastrozentral (alle Amnioten: Reptilien, Vögel, Säugetiere; ferner Hylonomus und Microbrachis) (S. 358, 366)	vorhanden	vorhanden, aber vom Aufbau des Wirbelkörpers ausgeschlossen und als intervertebrale Hämapophysen entwickelt (oder als „Intercentra" bei verschiedenen Reptilien vorhanden)	verloren	vorhanden, die Hauptmasse des Wirbelkörpers bildend	Hauptmasse des Wirbelkörpers von den Interventralia gebildet, während die Basidorsalia nur einen geringen Anteil am Aufbau des Zentrums nehmen. Die Interdorsalia sind verloren gegangen, die Basiventralia als freie „Hämapophysen" vom Aufbau des Zentrums ausgeschlossen.

rippen in der vorderen, den Brustkorb oder Thorax bildenden Region der Wirbelsäule, während die Ventralrippen bei ihnen nur in der Schwanzregion in Gestalt von Hämapophysen auftreten. Bei einigen wenigen Vertebraten, z. B. bei der Fischgattung Polypterus, finden wir sowohl Ventralrippen (Costae ventrales) als Dorsalrippen (Costae dorsales) entwickelt (Fig. 495).

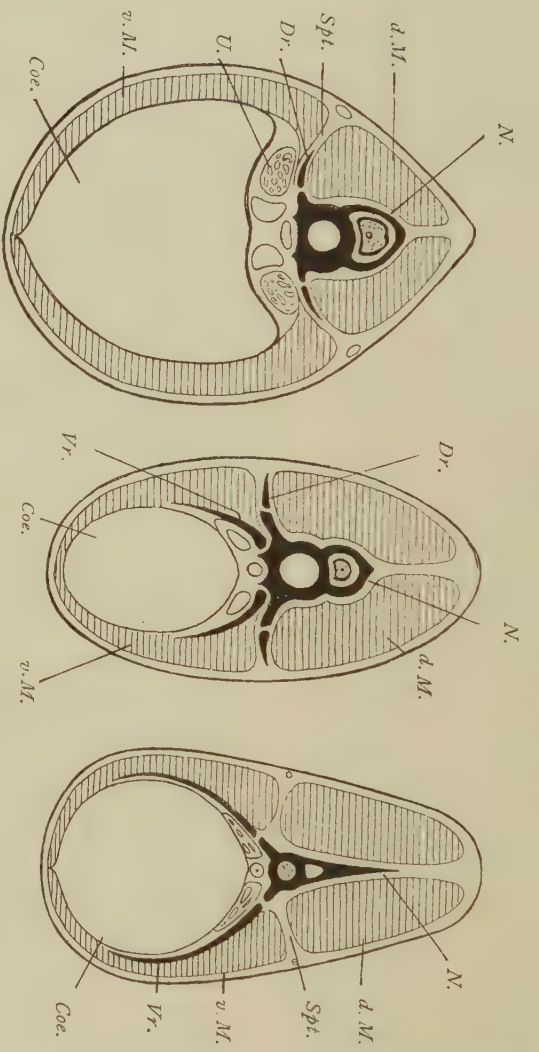


Fig. 495. Schematische Querschnitte durch den Rumpf A: eines Haies, B: von Polypterus, C: eines Knochenfisches. (Nach *Göppert* und *Bütschli*, aus *E. Gaupp*, Kultur der Gegenwart, III., 4., 2.) *N* = Neurapophyse, *Coe* = Coelom, *d.M.* = dorsale, *v.M.* = ventrale Rumpfmuskulatur, *Dr.* = Dorsalrippe, *Vr.* = Ventralrippe, *Hpt* = Horizontalseptum, *U* = Urniere.

Die Dorsalrippen der höheren Wirbeltiere sind entweder einköpfig oder zweiköpfig, d. h. sie treten entweder nur durch eine Vorragung oder durch deren zwei mit dem Wirbelkörper in Verbindung. Das obere Ende der Rippe wird als Capitulum, die weiter nach außen gelegene Vorragung als das Tuberculum bezeichnet. Beiden Rippenfortsätzen entsprechen Gelenkfortsätze des Wirbels. Der Fortsatz, an dem das Capitulum artikuliert, wird als die Parapophyse bezeichnet, der d rüber gelegene Querfortsatz, der mit dem Tuberculum gelenkt, als die Diapophyse (Fig. 496). Beide Fortsätze des Wirbels sind nur in

physiologischer Hinsicht bei den verschiedenen Stämmen (vgl. die Tabelle auf S. 320) gleichzustellen, aber nicht in morphologischer, da sie bei den verschiedenen Wirbeltypen von ganz verschiedenen Elementen bzw. Bogenstücken getragen und gebildet werden. Wenn bei einem Wirbeltiertypus sowohl zweiköpfige als auch einköpfige Rippen auftreten, so liegen die zweiköpfigen stets im vorderen Abschnitte des Brustkorbes.

Bei den höheren Wirbeltieren unterscheidet man folgende Abschnitte der Wirbelsäule: Halswirbel, Thorakalwirbel (= Brustwirbel), Lendenwirbel, Sakralwirbel und Schwanzwirbel. Die Terminologie ist der menschlichen Anatomie entlehnt. Der erste Wirbel wird als Atlas, der zweite als Epistropheus (= Axis) bezeichnet. Der nur in rudimentärem Zustande nachweisbare Wirbel, der bei den primitiveren Tetrapoden zwischen dem Atlas und dem Schädel lag, wird als Proatlas unterschieden (Fig. 561, 562).

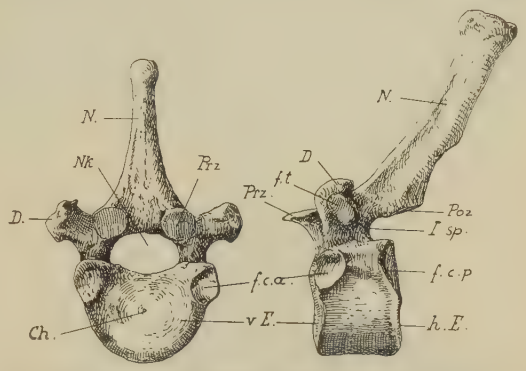


Fig. 496. Links: 10. Brustwirbel einer Höhlenhyäne (Hyaena spelaea) von vorne, rechts: 6. Brustwirbel derselben Art von links gesehen, in ½ nat. Gr. *N.* = Neurapophyse, *Nk.* = Neuralkanal, *Ch.* = Durchtrittsstelle der Chorda dorsalis, *D.* = Diapophyse, *Prz.* = Präzygapophyse, *Poz.* = Postzygapophyse, *v.E.* = vordere Epiphyse, *h.E.* = hintere Epiphyse des Wirbelkörpers, *I.sp.* = Incisura spinalis (Austrittsstelle der Rückenmarksnerven), *f.t.* = Fovea pro tuberculo costae, *f.c.a.* = Fovea pro capitulo costae anterior, *f.c.p.* = Fovea pro cap. costae posterior.

Die Wirbel stehen untereinander in gelenkiger Verbindung; gewöhnlich sind an der Vorderseite des Wirbels ein Paar Präzygapophysen, an der hinteren ein Paar Postzygapophysen ausgebildet. In der Regel

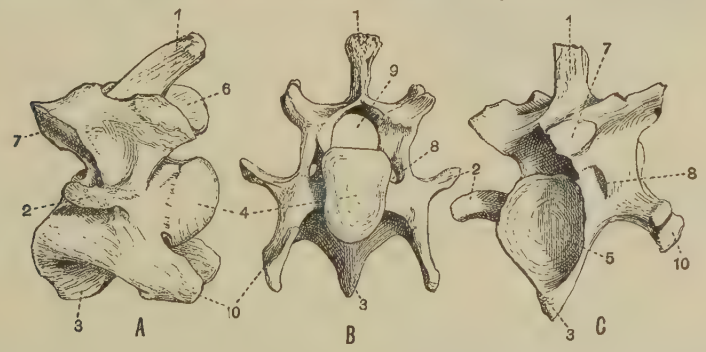


Fig. 497. Halswirbel eines Hausrindes (Bos taurus). A: der 5. Halswirbel von rechts; B: der 4. von vorne C: der 3. von hinten. (Nach *S. H. Reynolds.*) *1* Neurapophyse, *2* Querfortsatz, *3* Hypapophyse, *4* konvexe Vorderfläche des Zentrums, *5* dessen konkave Hinterfläche, *6* Präzygapophyse, *7* Postzygapophyse *8* Kanal für die Wirbelarterie, *9* Rückenmarkskanal, *10* untere Lamelle des Querfortsatzes.

(vgl. Fig. 497) wenden die Präzygapophysen ihre Gelenkflächen nach oben, die Postzygapophysen dagegen entsprechend nach unten. Außerdem treten aber in einzelnen Gruppen der Tetrapoden noch überzählige Wirbelgelenke auf. So kann oberhalb der Präzygapophysen ein medianer, nach vorn gerichteter Zapfen von der Neurapophyse entspringen, das Zygosphen, dem an der Hinterseite des vorhergehenden Wirbels eine

mediane Grube, das Zygantrum, entspricht. Steht dagegen der mediane Zapfen am Hinterrande der Neurapophyse und wendet er sich nach hinten, so wird er als Hyposphen, die ihm entsprechende Grube am Vorderrande der Neurapophyse des hinten folgenden Wirbels aber als Hypantrum bezeichnet. Nur in wenigen Fällen (bei einigen Stegocephalen, vgl. S. 365) treten auch auf der Unterseite der Wirbelkörper überzählige Gelenkverbindungen, die Infrazygapophysen, auf.

Unter den Fortsätzen der Wirbel höherer Vertebraten sind die Hypapophysen (Fig. 497), das sind unpaarige Fortsätze auf der Unterseite des Wirbelkörpers, zu nennen. Bei den Säugetieren allein werden die Wirbelkörper an beiden Endflächen von Epiphysen, dünnen Scheiben, abgeschlossen.

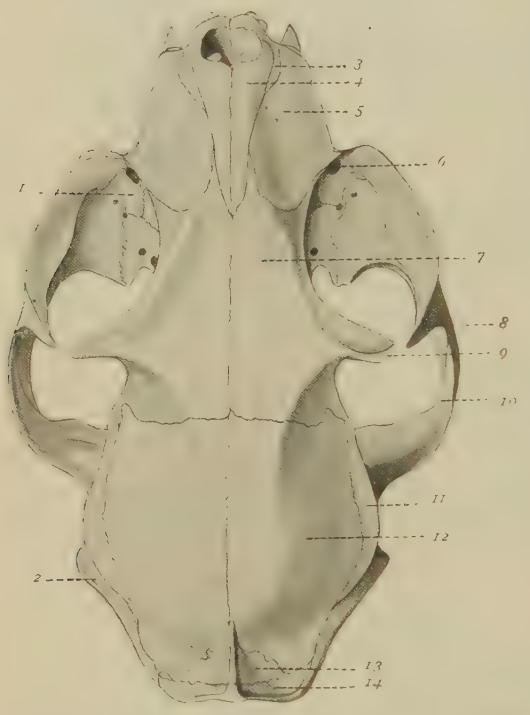


Fig. 498. Schädel der Hauskatze von oben. *1* Lacrymale, *2* Processus mastoideus, *3* Prämaxillare, *4* Nasale, *5* Supramaxillare, *6* Canalis lacrymalis, *7* Frontale, *8* Jugale, *9* Processus posterbitalis, *10* Processus zygomaticus, *11* Squamosum, *12* Parietale, *13* Interparietale, *14* Supraoccipitale.
(Nach *W. Kükenthal*, dgl. Fig. 499—502.)

Um den Schädelbau der höheren Wirbeltiere zu verstehen, ist es am besten, nicht vom menschlichen Schädel, sondern von dem eines Raubtieres, z. B. eines Hundes oder einer Katze auszugehen (Fig. 498—502). Wenn auch dieser Typus im Vergleiche zu den primitiven Tetrapoden, z. B. den Stegocephalen (vgl. S. 359), einen hohen Spezialisationsgrad einnimmt, so wird doch das Studium der primitiveren Formen wesentlich erleichtert, wenn wir den Schädel eines Säugetieres als Ausgangspunkt wählen, zumal die Nomenklatur der Schädelknochen auf der Anatomie des Säugetierschädels basiert und von hier auf die übrigen Wirbeltiere übertragen worden ist.

Der Säugetierschädel besteht aus drei Abschnitten; der erste ist das Cranium oder die Schädelkapsel, welche das Gehirn und die Sinnesorgane einschließt und zu dem auch die Gesichtsknochen und Oberkiefer gerechnet werden; der zweite Abschnitt wird von den beiden Unterkieferästen, der dritte vom Zungenbeinapparat gebildet.

Das Cranium stellt sich in schematischer Hinsicht als eine Röhre dar, deren Wände von drei hintereinanderliegenden Segmenten gebildet werden. Das hinterste Segment wird als das Occipitalsegment unterschieden. Es besteht aus einem unpaarigen Knochen an der Schädelbasis, dem Basioccipitale, das den Unterrand des Hinterhauptloches oder Foramen magnum begrenzt, während die Seitenränder desselben von den beiden Exoccipitalia gebildet werden, die beiderseits vom

Foramen magnum je einen Gelenkhöcker, den Condylus occipitalis tragen, der mit dem Atlas in Verbindung tritt. Von jedem Exoccipitale springt nach unten der Processus paroccipitalis vor, der zum Ansatze von Muskeln dient. Zwischen den beiden Exoccipitalia erhebt sich das Supraoccipitale, ein unpaariger Knochen, der den hinteren Abschluß des Schädeldaches bildet. Demselben Segmente gehört noch das Mastoideum an, das beim Hunde und bei der Katze mit dem Petrosum (S. 327) zu einem scheinbar einheitlichen Knochen, dem Perioticum, vereinigt ist, aber ursprünglich einen selbständigen Knochen darstellt (Fig. 503). Das Interparietale (Fig. 498, *13*) ist nur gelegentlich frei.

Vor dem Occipitalsegment liegt das Parietalsegment des Säugetierschädels. Es umfaßt zunächst einen unpaarigen Knochen an der Schädelbasis, der an das Basioccipitale anschließt und als das Basisphenoid unterschieden wird; von ihm steigen nach oben jederseits die Alisphenoidea empor, während das Dachstück nicht wie im Occipitalsegment von einem unpaaren Knochen, sondern von den paarig entwickelten Parietalia gebildet wird.

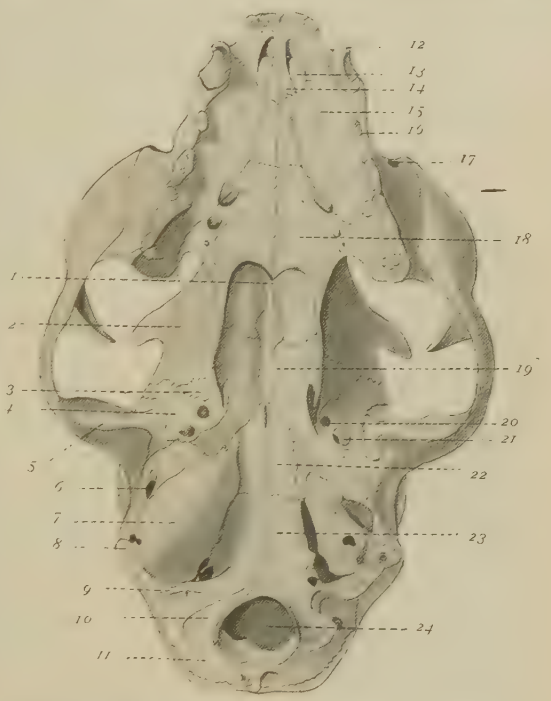


Fig. 499. Schädel der Hauskatze von der Basis. *1* Vomer, *2* Frontale, *3* Orbitosphenoid, *4* Alisphenoid, *5* Fossa glenoidalis, *6* Meatus auditorius externus, *7* Os bullae, *8* Processus mastoideus, *9* Processus paroccipitalis, *10* Condylus occipitalis, *11* Supraoccipitale, *12* Eckzahn, *13* Foramen incisivum, *14* Prämaxillare, *15* Supramaxillare, *16* Zweiter Prämolar, *17* Foramen infraorbitale, *18* Palatinum, *19* Präsphenoid, *20* Foramen rotundum, *21* Foramen ovale, *22* Basisphenoid. *23* Basioccipitale, *24* Foramen magnum.

An das Parietalsegment schließt sich vorn als drittes Segment das den vorderen Abschluß der Schädelkapsel darstellende Frontalsegment an. Es besteht an der Schädelbasis aus dem vorn an das Basisphenoid anschließenden Praesphenoid, von dem beiderseits die Orbitosphenoidea in die Höhe steigen; auf sie folgen, nach oben den Abschluß bildend, die beiden Frontalia.

Der vordere Abschluß der vom Gehirn und den Sinnesorganen eingenommenen Schädelhöhle wird durch eine Platte hergestellt, die siebartig durchlöchert ist und daher als Siebplatte oder Lamina cribrosa unterschieden wird. Sie schließt sich an das Präsphenoid an und bildet einen Teil des Ethmoideums, das sich nach vorn in eine mediane, senkrecht stehende Platte fortsetzt, die als das Mesethmoideum die Nasenhöhle in eine rechte und linke Hälfte teilt. Das Hinterende des ursprünglich knorpeligen Mesethmoids verknöchert zur Lamina perpendicularis.

Das Mesethmoid liegt einem pflugscharartig geformten, medianen Knochen auf, der sich nicht nur unter das Ethmoideum, sondern auch nach hinten unter den Vorderteil des Präsphenoids erstreckt und mit Rücksicht auf seine Form als Vomer bezeichnet wird.

Das Ethmoideum bildet den Hinterrand und den Boden einer vor dem Hirnteile des Schädels liegenden Höhle, der Nasenhöhle. Im Innenraum der Nasenhöhle liegen die paarig ausgebildeten Nasenmuscheln oder Ethmoturbinalia, unter denen wir die Endoturbinalia

Fig. 500. Schädel der Hauskatze im Medianschnitt. *1* Maxilloturbinale, *2* Ethmoturbinale, *3* Nasale, *4* Mesethmoid, *5* Lamina cribrosa, *6* Tentorium, *7* Interparietale, *8* Supraoccipitale, *9* Prämaxillare, *10* Supramaxillare, *11* Vomer, *12* Präsphenoid, *13* Foramen opticum, *14* Basisphenoid, *15* Sella turcica, *16* Processus postglenoidalis, *17* Basioccipitale, *18* Os bullae, *19* Exoccipitale. (Das Tentorium [6] ist eine transversal stehende dünne Knochenplatte, die den Raum für das Kleinhirn und die beiden Großhirnhälften scheidet, so wie die Falx, eine mediane Knochenplatte, die beiden Großhirnhälften. Tentorium und Falx sind Verknöcherungen von Falten der harten Hirnrinde oder Dura mater.)

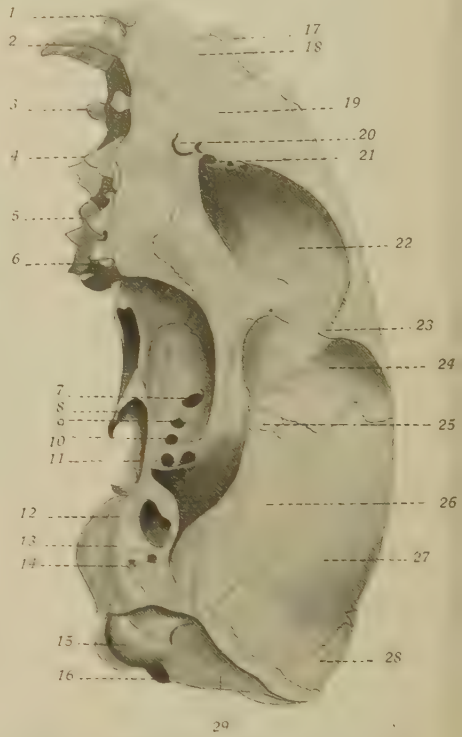


Fig. 501. Schädel der Hauskatze von der Seite. *1* Schneidezahn, *2* Eckzahn, *3* Zweiter Prämolar, *4* Dritter Prämolar, *5* Vierter Prämolar, *6* Erster Molar, *7* Foramen opticum, *8* Pterygoid, *9* Foramen lacerum anterius, *10* Foramen rotundum, *11* Foramen ovale, *12* Meatus auditorius externus, *13* Os bullae, *14* Foramen stylomastoideum, *15* Condylus occipitalis, *16* Foramen magnum, *17* Nasale, *18* Prämaxillare, *19* Supramaxillare, *20* Foramen infraorbitale, *21* Canalis lacrymalis, *22* Orbita *23* Processus postorbitalis, *24* Schläfengrube, *25* Alisphenoid, *26* Squamosum, *27* Parietale, *28* Interparietale, *29* Supraoccipitale.

(Hauptmuscheln) und Ectoturbinalia (Nebenmuscheln) unterscheiden. Ihnen schließen sich die paarig entwickelten Maxilloturbinalia an.

Die Seitenwände der Nasenhöhle werden von den Oberkieferknochen oder Supramaxillaria gebildet, denen sich die sie überlagernden und nach vorn noch weiter vorspringenden Praemaxillaria anschließen. Das Dachstück der Nasenhöhle wird von den beiden Nasalia eingenommen, die nach hinten an die Frontalia grenzen. Im

Winkel zwischen dem Nasale, Frontale und Supramaxillare liegt das Lacrymale.

Auf der Unterseite des Gesichtsteiles des Säugetierschädels erstreckt sich der knöcherne Gaumen. Er besteht zunächst aus den beiden Palatina, welche den Unterrand der Nasengänge bilden, die von dem Vorderende des Schädels nach hinten verlaufen und oberhalb der Palatina ausmünden; die vorderen Öffnungen des Nasenganges werden als die beiden Nares, die hinteren Öffnungen als die Choanen bezeichnet.

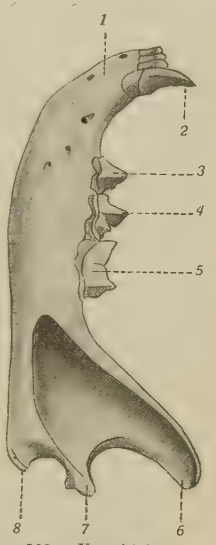


Fig. 502. Unterkiefer der Katze. *1* Gegend der Symphyse, *2* Eckzahn, *3* Dritter Prämolar, *4* Vierter Prämolar, *5* Erster Molar, *6* Processus coronoideus, *7* Condylus, *8* Processus angularis.

An die Palatina schließen sich die Pterygoidea an, welche die Seitenränder der Choanen bilden.

Von den Supramaxillaria springt nach außen ein Knochen vor, der den vorderen Abschnitt des den Schädel nach außen begrenzenden Jochbogens bildet, das Jugale. Es legt sich unter den spangenförmigen Vorderteil eines Knochens, der sich weiter hinten in den Raum zwischen dem Occipitalsegment und Parietalsegment einkeilt und als das Squamosum unterschieden wird. In einem Ausschnitt an seiner Unterseite liegt das schon erwähnte Perioticum, ein aus dem vereinigten Petrosum und dem Mastoideum entstandener Knochen, der das Labyrinth enthält. Das Perioticum wird fast vollständig von dem Tympanicum überdeckt, das zuweilen als eine blasenartige Auftreibung (Bulla tympani, verschieden vom Os bullae der Katze) erscheint, ursprünglich aber ein halbringförmiger Knochen ist, in dem das Trommelfell ausgespannt ist.

Zwischen dem Trommelfell und dem Petrosum erstreckt sich die Reihe der Gehörknochen. In der ovalen Öffnung des Petrosums steckt der Stapes oder Steigbügel (nach seiner Form genannt), an den sich nach außen der Amboß oder Incus anschließt, während der Abschluß der Gehörknöchelchenkette nach außen durch den Hammer oder Malleus gebildet wird, der dem Trommelfell anliegt.

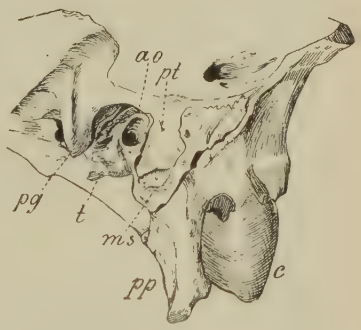


Fig. 503. Ohrregion des Schädels von Equus, von links gesehen, um die Lage des Mastoideums (*ms*) zu zeigen. *c* = Condylus, *ao* = äußere Ohröffnung (Meatus auditorius externus), *pt* = Processus posttympanicus, *pg* = Proc. postglenoidalis, *pp* = Proc. paroccipitalis, *t* = Tympanicum. (Nach *H. F. Osborn.*)

Mit dem Perioticum verbindet sich der erste, d. h. dem Schädel zunächst liegende Knochen des Zungenbeinapparates oder Hyoidbogens, das Tympanohyale. An dieses schließt sich das Stylohyale, das Epihyale, Ceratohyale, Basihyale und als letztes das Thyrohyale an (Fig. 493).

Sowohl durch die Knochen des Schädels selbst wie auch durch die Lücken zwischen ihnen treten namentlich an der Schädelbasis zahlreiche Blutgefäße und Nerven aus.

Wenn wir den Schädel eines Raubtieres als Beispiel und Schema des Säugetierschädels mit dem eines Reptils vergleichen, so werden wir eine große Zahl von Knochen mühelos wieder erkennen können. Dagegen fällt uns auf, daß einige Knochen des Säugetierschädels im Reptilschädel nicht in der gleichen Lage und Ausbildung aufzufinden sind und daß andererseits zahlreiche Knochen des Reptilschädels im Säugetierschädel zu fehlen scheinen. Es handelt sich hier sowohl um Vereinfachungen des Schädelbaues durch Verschmelzung benachbarter Knochen, als auch um eine Umformung einzelner Reptilschädelknochen zu solchen mit anderer Funktion im Säugetierschädel und endlich auch um einen gänzlichen Verlust gewisser Knochen, die im Reptilschädel noch funktionell waren. In einzelnen dieser Fragen bestehen zwischen den Morphologen noch weitgehende Meinungsverschiedenheiten. Zu den am meisten umstrittenen Fragen gehört der Verbleib eines für den Reptilschädel sehr wichtigen Knochens, des Quadratums. Bei den Reptilien bildet dieser Knochen das Kiefergelenk: an ihm lenkt der aus sehr zahlreichen Knochen bestehende Unterkiefer ein, der bei den Säugetieren nur aus einem einzigen Knochen in jedem Unterkieferaste besteht, der dem Dentale (dem mit Zähnen besetzten Hauptknochen des Reptilunterkiefers) homolog ist. Alle anderen Knochen des Reptilunterkiefers sind bei den Säugetieren durch Reduktion verloren gegangen. Ob nun auch das Quadratum der Reduktion verfiel oder in einen Knochen der Ohrgegend umgebildet wurde, ist eine noch heiß umstrittene, aber immer noch nicht einwandfrei gelöste Frage. Zweifellos ist jedoch der Säugetierschädel vom Reptilienschädel abzuleiten, und zwar zeigen die sehr säugetierähnlichen Theriodontier der Triasformation (s. unten) den Weg, auf dem diese Umbildung erfolgt sein dürfte, ohne daß es allerdings bis heute möglich gewesen wäre, eine direkte Verknüpfung dieser beiden Stämme der Wirbeltiere nachzuweisen (Fig. 577—580).

Die Grenzen zwischen dem Schädel der primitiveren Reptilien und der paläozoischen Stegocephalen, der Ahnen der lebenden Amphibien einerseits und der Reptilien, Vögel und Säugetiere andererseits, sind dagegen keineswegs scharf und es bestehen in den wesentlichen Merkmalen des Aufbaues des Schädels bei dieser Stammgruppe der Tetrapoden und bei den Reptilien keine grundlegenden Unterschiede. Der Schädel der Anuren und Urodelen, also der Molche, Salamander und Frösche, ist dagegen hochgradig spezialisiert und darf nicht mit dem Schädel eines primitiven Reptils in Vergleich gezogen werden, da hier bereits weitgehende Reduktionen und Verschmelzungen vorliegen.

Versuchen wir es jedoch, den Schädel eines der primitivsten bis jetzt bekannten Stegocephalen mit dem Schädel der Knochenfische zu verknüpfen, so stehen wir hier einer tiefen Kluft zwischen Tetrapoden und Fischen gegenüber. Ebensowenig als die Morphologie der rezenten Formen uns über die Frage des Anschlusses der Tetrapoden an die Fische einen Aufschluß zu geben vermochte, hat uns die Paläozoologie über diese wichtige Frage der Abstammungslehre Licht verschaffen können. Indessen kann es nach den bisherigen Untersuchungen kaum mehr einem Zweifel unterliegen, daß die nächstverwandte Gruppe der vierfüßigen Wirbeltiere in den Crossopterygiern, der Ahnengruppe der Teleostomen oder Knochenfische, zu suchen ist (vgl. S. 350), wenn wir auch bis heute noch keine Form kennen, die allen Anforderungen einer direkten Ahnentype entsprechen würde. Hier ist der Schädel von einer großen Zahl einzelner Deckknochen gepanzert, aber es ist einst-

weilen nicht möglich, bestimmte Homologien zwischen den verschiedenen Knochen der Crossopterygier und Tetrapoden nachzuweisen. Vielleicht handelt es sich in den größeren Deckknochen des Schädeldaches der Dipneusten nur um Bildungen, die infolge gleicher Funktion eine ähnliche Lage und Form erhalten haben wie im Schädel der ältesten Tetrapoden, ohne aber mit diesen wirklich identisch zu sein, da sie möglicherweise aus verschiedenen Elementen des ursprünglich aus vielen kleinen Einzelstücken bestehenden Schädeldaches hervorgegangen sind. Daß dies bei den Dipneusten oder Lungenfischen auf verschiedenen Wegen geschehen ist, lehrt ein Vergleich der Schädeldächer der Gattungen Dipterus, Phaneropleuron, Scaumenacia, Ctenodus und Conchopoma (Fig. 504), bei denen die Bildung einzelner Knochenpaare und medianer Knochen des Schädeldaches durch die Verschmelzung ganz verschiedener Platten des primitiven Crossopterygierschädels vor sich gegangen ist.

Wenn wir es versuchen wollten, die einzelnen Gruppen der Schädelknochen dieser paläozoischen Lungenfische mit den Schädelknochen der Stegocephalen zu homologisieren, so würden wir einen schweren Fehler begehen und genetische Beziehungen konstruieren, die wir nicht

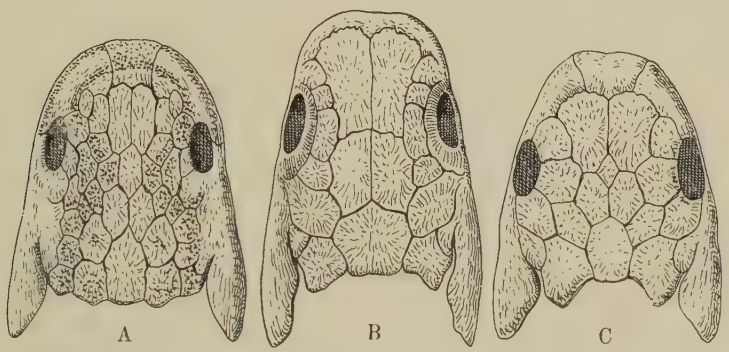


Fig. 504. Schädeldächer dreier Dipneusten: A: Dipterus (Unterdevon bis Oberdevon), B: Phaneropleuron (oberes Oberdevon) C: Ctenodus (Karbon), um die divergente Entwicklung der Schädeldachelemente zu zeigen. (Mit Benützung von Zeichnungen von *E. S. Goodrich*.)

erweisen können. Aber noch größer ist der Gegensatz zwischen den Knochen des Stegocephalenschädels und denen eines höher stehenden Teleostomen. Bisher ist aber diesem Umstande in der Benennung der Schädelknochen der Teleostomen keine Rechnung getragen worden; man spricht allgemein von dem Vorhandensein der bei den Tetrapoden unterschiedenen Schädelknochen auch im Teleostomenschädel und belegt Elemente, deren Identität zum mindesten sehr fraglich ist, mit demselben Namen, wie Vomer, Palatinum, Basisphenoid, Basioccipitale, Exoccipitale, Supraoccipitale, Alisphenoid, Orbitosphenoid, Parietale, Frontale, Nasale, Supramaxillare, Praemaxillare usw., ohne überzeugende Beweise für die Homologie dieser Elemente erbringen zu können. Dazu tritt freilich noch eine große Zahl weiterer Elemente im Schädel der Teleostomen, bei denen nicht weniger als 82 verschiedene Schädelknochen unterschieden werden, die zum Teil aus Deckknochen, zum Teil Knorpelknochen bestehen und sich auf den eigentlichen Schädel, den Unterkiefer und Hyoidbogen verteilen. Nur für wenige Knochen ist eine Homologie in allen Wirbeltiergruppen sichergestellt, z. B. für das Quadratum (mit Ausnahme der Säugetiere), das aus der Verknöcherung des Gelenkabschnittes des Palatoquadratums des knorpeligen „Primordialcraniums“ hervorgeht und das Unterkiefergelenk bildet.

Der Körper der tetrapoden Wirbeltiere ruht normalerweise zwei Gliedmaßenpaaren auf, die als die Vorderextremitäten oder Arme (Vorderbeine) und Hinterextremitäten (Hinterbeine) unterschieden werden. Die Arme stehen durch mehrere ein Aufhängegerüst bildende Knochen, den Brustschultergürtel, mit dem Rumpfe in Verbindung, freilich in etwas lockerer Art als die Hinterbeine, die durch den Beckengürtel mit der Wirbelsäule fester verbunden sind.

Der Brustschultergürtel der Tetrapoden umfaßt bei normaler Ausbildung jederseits die dorsal gelegene Scapula, der sich das Präcoracoid und Coracoid anschließen; bei den primitiveren Typen treten zu diesen Knochen noch mehrere Stücke hinzu. Der Beckengürtel umfaßt jederseits drei Hauptknochen, das Ilium, Pubis und Ischium. Das Ilium (Darmbein) tritt mit einem oder mehreren Wirbeln (Sakralwirbeln) in feste Verbindung.

Beide Gliedmaßenpaare sind in mehrere Abschnitte gegliedert, die normal folgende Elemente enthalten:

Hauptabschnitte	Vorderextremität (Arm)	Hinterextremität (Hinterbein)
I.	Humerus (Oberarm)	Femur (Oberschenkel)
II.	Radius (Speiche), Ulna (Elle) } Unterarm	Tibia (Schienbein), Fibula (Wadenbein) } Unterschenkel
III.	Carpus (Handwurzel)	Tarsus (Fußwurzel)
IV.	Metacarpus (Mittelhand)	Metatarsus (Mittelfuß)
V.	Carpalphalangen (Fingerknöchel)	Tarsalphalangen (Zehenknöchel)

Der Carpus und Tarsus umfassen eine Reihe von Knöchelchen in ihrer oberen Hälfte, dem Procarpus bzw. Protarsus, und eine Reihe in der unteren Hälfte, dem Mesocarpus bzw. Mesotarsus.

Im Procarpus liegt unter dem Radius das Radiale, unter der Ulna das Ulnare, zwischen beiden das Intermedium carpi.

Im Protarsus liegt unter der Tibia das Tibiale, unter der Fibula das Fibulare, zwischen beiden das Intermedium tarsi.

Im Mesocarpus liegen (normal) fünf Carpalia, die mit den Ziffern 1—5 (nach ihrer Beziehung zum ersten bis fünften Finger) bezeichnet werden.

Im Mesotarsus liegen fünf Tarsalia, entsprechend den fünf Carpalia.

Zwischen dem Mesocarpus und Procarpus einerseits und zwischen dem Mesotarsus und Protarsus andererseits liegen ein bis zwei, selten mehr Centralia (Fig. 552).

Bei den höheren Tetrapoden findet sich am Ulnarrande des Procarpus eine Sehnenverknöcherung, das Pisiforme.

In der Morphologie der Säugetiere, zuweilen auch bei den Reptilien, wird der aus der Verschmelzung von Tibiale und Intermedium entstandene Knochen Astragalus, das Fibulare Calcaneus, das Centrale Tarsi gewöhnlich Naviculare genannt. Der aus der Verschmelzung des Tarsale 4 und 5 bei den Säugetieren entstandene Knochen wird (nach seiner würfelähnlichen Gestalt beim Menschen) als Cuboideum bezeichnet, die Tarsalia 1, 2 und 3 als Cuneiformia. Die in der menschlichen Anatomie gebräuchlichen Benennungen für die Elemente des Carpus und Tarsus sind in der Morphologie der übrigen Vertebraten sonst kaum mehr in Anwendung, da sie nur Verwirrungen anrichten.

Man hat wiederholt den Versuch unternommen, das Gliedmaßenskelett der Tetrapoden auf das der Knochenfische und sogar auf das der Elasmobranchier (Haifische usw.) zurückzuführen. Diese Versuche haben zu keinem befriedigenden Ergebnisse geführt. Das Flossenskelett der Knochenfische ist einseitig spezialisiert, und es ist unmöglich, in ihm die Elemente der Tetrapodengliedmaßen wiederzufinden. Noch weniger ist dies bei den Vergleichen zwischen der Haifischflosse und der Tetrapodengliedmaße möglich gewesen. Die Paläozoologie hat zu der Lösung dieses Problems einige wichtige Tatsachen beitragen können, die aber sämtlich gegen die direkte Ableitung der Gliedmaßen der Tetrapoden von den Flossen der Teleostomen und der Elasmobranchier sprechen. Bisher ist zumeist daran festgehalten worden, daß der Besitz paariger Gliedmaßen ein uraltes Erbteil der Wirbeltiere sei, aber wir wissen jetzt, daß die ältesten bekannten Fische überhaupt noch keine Gliedmaßen besessen haben und daß die Ausbildung paariger Flossen eine verhältnismäßig späte Erwerbung der Wirbeltiere bildet. Die Haifische müssen aus der Ahnenreihe der Teleostomen ebensowohl wie aus der Ahnenreihe der Tetrapoden ausgeschaltet werden und unter den Teleostomen kommen nur die schon erwähnten Crossopterygier als die nächsten Verwandten der Tetrapoden in Betracht. Die paarigen Gliedmaßen der vierfüßigen Vertebraten sind wahrscheinlich aus Gliedmaßen abzuleiten, die weniger als Schwimmflossen wie als Stütz- und Schiebeorgane dienten, ähnlich wie dies noch heute bei einigen Lungenfischen der Fall ist.

Die verkalkten Skelettelemente der fossilen Wirbeltiere sind leicht erhaltungsfähig, da sie den verschiedenen Zerstörungsfaktoren, die auf Tierleichen einwirken, erfolgreich Widerstand zu leisten vermögen. Nur dann, wenn z. B. die Reste fossiler Tiere in die Meeresbrandung gelangten oder anderen stark wirkenden mechanischen Faktoren ausgesetzt waren, konnten sie sich nicht erhalten und wurden zertrümmert. Den im allgemeinen für die Knochen günstigen Erhaltungsbedingungen verdanken wir die Überlieferung so zahlreicher fossiler Wirbeltierknochen.

Besonders widerstandsfähig sind jedoch die Zähne der Wirbeltiere. Selbst in jenen Fällen, in denen die Knochen zerstört worden sind, haben sich doch die Zähne erhalten können, was dem Umstande zu verdanken ist, daß ihre Kronen in der Regel von einer sehr harten Außenschichte, dem Schmelz oder Email überzogen sind. Die Hauptmasse des Zahnes wird jedoch von einer vom Schmelz verschiedenen Substanz, dem Dentin, gebildet. Während die freien Teile der Zähne, die sogenannten „Kronen", vom Schmelz überkleidet sind, wird die Wurzel der Zähne, z. B. bei den Säugetieren, von einer vom Dentin verschiedenen Substanz, dem Zement, umrindet. Mitunter nimmt aber das Zement, wie in den Kronen der kompliziert gebauten Zähne der Huftiere, an der Zusammensetzung der Krone teil und füllt die Vertiefungen derselben aus. Dem bedeutenden Widerstande, den Zähne den auf sie einwirkenden Zerstörungsfaktoren im Laufe des Fossilisationsprozesses entgegensetzen, verdanken wir die Erhaltung sehr zahlreicher, wenngleich leider oft nur isolierter Zähne in den verschiedenen Gesteinen. Da aber die Zähne der Säugetiere in hohem Grade durch die Ernährungsart in ihrer Form und Struktur beeinflußt werden, so vermag uns die vergleichende Odontologie oder Zahnforschung eine Reihe der wichtigsten Aufschlüsse über die Stammesgeschichte der Säugetiere zu liefern. Bei den Reptilien sind die Zähne in weit geringerem

Grade als bei den Säugetieren differenziert, und dasselbe gilt für die noch tiefer stehenden Gruppen der Vertebraten, so daß sie bei der Erforschung dieser Gruppen nur eine geringe Bedeutung in phylogenetischer Hinsicht besitzen.

Erste Klasse: Pisces.

Erste Unterklasse: Anaspida.

Fig. 505. Rekonstruktion von Lasanius problematicus Traq., aus dem Obersilur Schottlands, in nat. Gr. (Nach *O. Abel.*) Die hinter den Augen liegenden acht Wülste deuten das durchscheinende Kiemenkorbskelett an.

Die Anaspiden stellen die bisher ältesten und die tiefste Stelle unter den Fischen einnehmenden Wirbeltiere dar. Man kennt nur wenige Gattungen aus dem oberen Silur Schottlands und Norwegens, die vor allem durch das gänzliche Fehlen der paarigen Flossen gekennzeichnet sind. Seitdem diese primitiven Vertreter des Fischstammes bekannt geworden sind, erscheint auch das Fehlen der Flossen bei den Cyclostomen oder Rundmäulern in anderem Lichte; man hat mit Rücksicht auf verschiedene andere Reduktionserscheinungen bei diesen die Klasse der Cyclostomata bildenden und durch einige lebende Gattungen vertretenen Formen das Fehlen der Flossen für eine Reduktionserscheinung gehalten, was aber mit Rücksicht auf die Anaspiden nicht der Fall zu sein scheint. Das Innenskelett der Anaspiden war mit Ausnahme des bei Pterolepis (Obersilur von Christiania) aus zehn, bei Lasanius (Fig. 505) (Obersilur Schottlands) aus acht Bögen bestehenden Kiemenkorbes nicht verkalkt. Durch neuere (noch nicht veröffentlichte) Untersuchungen von J. Kiaer (Christiania) scheint es sich zu erweisen, daß die Orientierung der Rücken- und Bauchseite, wie sie von R. H. Traquair angenommen worden war, unrichtig ist und daß, wie schon O. Jaekel (1911) vermutet hatte, die medianen Dornenplatten auf dem Rücken des Tieres standen. Der Körper von Birkenia (schottisches Obersilur) war mit feinen Längsrunzeln bedeckt, trug eine ungleichlappige Schwanzflosse und eine kleine Afterflosse (Fig. 506). Da die Reste nur in Süßwasserschichten ge-

Fig. 506. Rekonstruktion von Birkenia elegans Traq., aus dem Obersilur Schottlands, in nat. Gr. Die in einer schrägen Reihe hinter dem Schädel stehenden Öffnungen sind wahrscheinlich Kiemenöffnungen, ähnlich wie bei den Rundmäulern (Cyclostomen). (Nach *O. Abel.*)

Fig. 507. Rekonstruktion der Oberseite von Thelodus scoticus Traq., aus dem Obersilur Schottlands. $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *R. H. Traquair.*)

funden worden sind, haben diese Fische wahrscheinlich nur die süßen Gewässer der oberen Silurzeit besiedelt.

Zweite Unterklasse: Osteostraci.

Neben den Anaspiden erscheinen im oberen Silur die ersten Vertreter einer sehr eigenartigen, vollständig erloschenen Gruppe der Fische, die in einer eigenen Unterklasse vereinigt werden müssen, da sie sich von den übrigen Fischen durch zahlreiche tiefgreifende Unterschiede trennen. Auch bei ihnen fehlen die paarigen Flossen gänzlich. Bei den primitiveren Gattungen dieser Unterklasse sind keine größeren Hauptpanzerplatten vorhanden, sondern nur zahlreiche, dichtstehende Hautzähne (z. B. bei Thelodus aus dem schottischen Obersilur, Fig. 507); aber schon zur selben Zeit treten höher organisierte Typen auf (Ateleaspis, Fig. 508), bei denen sich diese Einzelzähne zu größeren Schienenschuppen und Platten vereinigt haben. Schließlich kommt es bei den am höchsten spezialisierten Angehörigen des Stammes zu der Bildung großer Plattenkomplexe und einheitlicher Kopfschilder, wofür die devonische Gattung Cephalaspis (Fig. 509) ein Beispiel bildet. SelbständigeEntwicklungsreihen bilden die Drepanaspiden mit der blinden, stark depressiformen Gattung Drepanaspis (Fig. 510) aus dem Unterdevon Deutschlands, die torpedoförmigen Pteraspiden (Pteraspis, Fig. 511, aus dem Devon Europas) und die merkwürdigen Trematapiden mit der einzigen Gattung Trematapis (Fig. 512) aus dem Obersilur der Insel Ösel, deren Kopfschild einen geschlossenen Panzer darstellt, der auf der Oberseite von den dicht beieinander liegenden Augen-

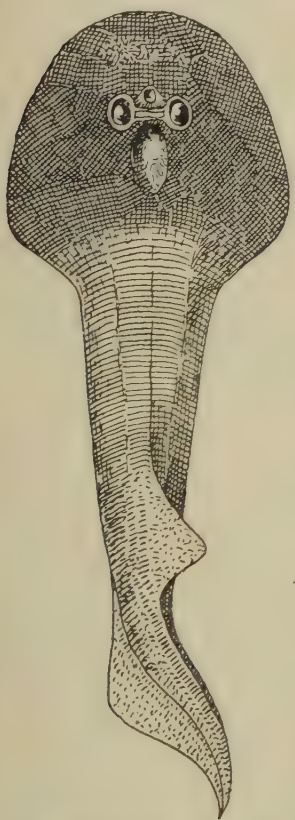


Fig. 508. Rekonstruktion von Ateleaspis tesselata Traq., aus dem Obersilur Schottlands, von oben gesehen (Rückenflosse und Schwanzflosse schräg von links gesehen). ½ nat. Gr. (Nach *O. Abel.*)

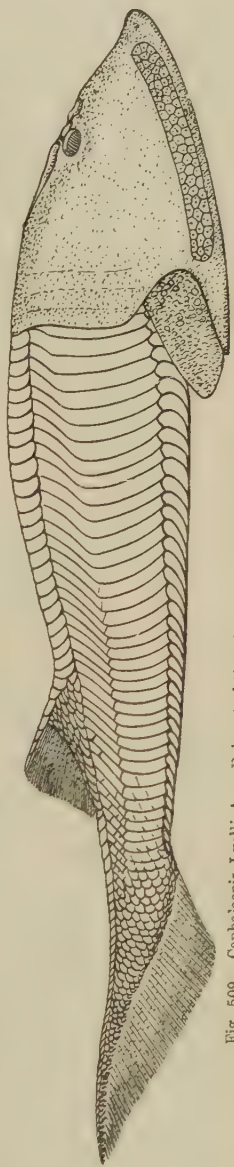


Fig. 509. Cephalaspis Lyelli Ag. Rekonstruktion in ⅓ nat. Gr. Unterdevon Schottlands. (Nach *E. Stromer.*)

höhlen, sowie von zwei medianen Öffnungen durchbrochen ist, deren hintere (zwischen den Augen) dem Parietalorgan („Parietalauge") diente; außerdem ist der Vorderteil des Schildes von fünf, mit kleinen

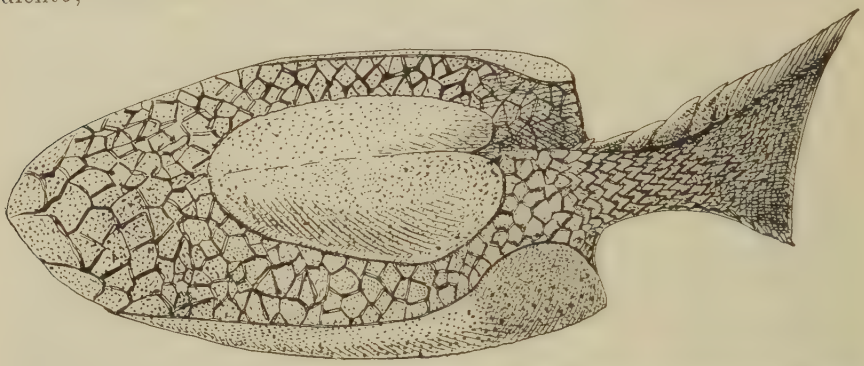


Fig. 510. Rekonstruktion von Drepanaspis gemündenensis Schlüt., einem blinden Panzerfisch, aus dem unteren Devon von Gemünden im Rheinland. Der Rücken ist schräg von links und oben, der Schwanz von der Seite gesehen. Etwa ¼ nat. Gr. (Nach *O. Abel.*)

Polygonalplatten verschlossenen Öffnungen durchbohrt, deren physiologische Bedeutung zweifelhaft ist. Die Unterseite des Kopfschildes

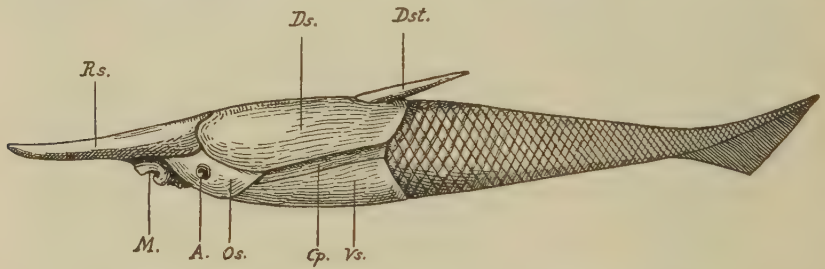


Fig. 511. Rekonstruktion von Pteraspis Crouchi Lank., aus dem Unterdevon Nordfrankreichs und Englands, von der linken Seite gesehen, in etwa $^2/_3$ nat. Gr. *M.* = Mundöffnung, *A.* = Auge, *Os.* = Augenschild, *Cp.* = Cornutalschild, *Vs.* = Ventralschild, *Ds.* = Dorsalschild, *Dst.* = Dorsalstachel, *Rs.* = Rostrum.

ist im Vorderteile mit zahlreichen unregelmäßigen Platten gepanzert, die bei der Nahrungsaufnahme sich verschieben konnten, und daneben liegen mehrere Kiemenöffnungen. Alle Osteostraci waren benthonische Meerestiere; nur Pteraspis dürfte eine höhere Bewegungsfreiheit besessen haben.

Fig. 512. Panzer des vorderen Körperteiles von Trematapis Schrencki Schmidt, aus dem Obersilur der Insel Ösel, in nat. Gr. A: Dorsalseite, B: Ventralseite. (Nach *O. Jaekel.*)

Dritte Unterklasse: Antiarchi.

Die dritte Gruppe der fossilen Fische, die wir als eine besondere Unterklasse abtrennen müssen, wird von Pan-

zerfischen gebildet, die sich um die devonische Gattung Pterichthys (Fig. 513) gruppieren. Auch diesen Fischen fehlen die paarigen Flossen gänzlich, aber es sind bei ihnen eigenartige, mit den Flossen in morphologischer Hinsicht nicht vergleichbare „Seitenorgane“ ausgebildet, deren Funktion noch unaufgeklärt ist. Der Vorderteil des Körpers war in mehrere große, verschiebbare Platten eingeschlossen, die aus der Verschmelzung zahlreicher Einzelzähne hervorgegangen sind; der hintere Abschnitt des Körpers trug Schuppen, eine kleine dreieckige Rückenflosse und eine ungleichlappige Schwanzflosse. Die Augen standen, der benthonischen Lebensweise dieser Tiere entsprechend, einander stark genähert auf der Oberseite des Kopfschildes, die quere Mundspalte auf der Unterseite. Im Devon Kanadas ist die Gattung Bothriolepis häufig.

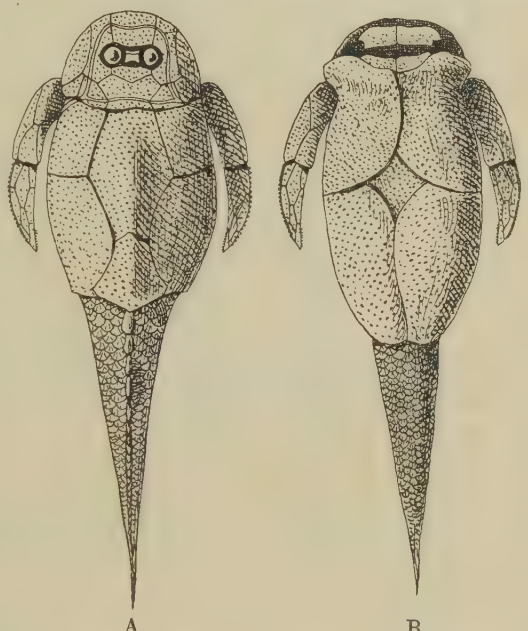


Fig. 513. Rekonstruktion von Pterichthys Milleri Ag., aus dem Unterdevon (Old Red Sandstone) Schottlands. A: von der Oberseite, B: von der Unterseite. $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *Traquair*.)

Vierte Unterklasse: Arthrodira.

Auch diese Gruppe ist auf das Paläozoikum beschränkt und durch den Besitz eines Plattenpanzers im Vorderteile des Körpers gekennzeichnet. Die Ähnlichkeiten zwischen Arthrodira und Antiarchi beschränken sich auf konvergente Anpassungen an die gleiche Lebensweise; die Beziehungen, die man zu den Dipneusten festgestellt zu haben glaubte, gehen gleichfalls auf Konvergenzen (z. B. die Autostylie des Unterkiefers, vgl. S. 340) zurück. Bei den genauer bekannten Formen besaß der Körper eine Gestalt wie bei den heutigen macruriformen Tiefseefischen und lief nicht in eine Schwanzflosse aus, sondern endete mit einer peitschenförmigen, langausgezogenen Spitze. Die Wirbelsäule war nur zum Teile (obere und untere Bögen) verkalkt, die übrigen Wirbelteile blieben knorpelig. Die Rückenflosse wurde von verknöcherten „Trägern“ gestützt. V n Schuppen liegen nur undeutliche Reste vor; bei den meisten Gattungen scheint der Körper nackt gewesen zu sein. Paarige Brustflossen haben den Arthrodiren gefehlt, aber da ein auffallend stark entwickeltes Becken beobachtet worden ist, so scheinen Ventralflossen, vielleicht auch eine Analflosse, bei der Gattung Coccosteus (Fig. 514) vorhanden gewesen zu sein. Die Ventralflossen dürften eine ähnliche Funktion wie die Bauchflossen des südamerikanischen Dipneusten Lepidosiren paradoxa besessen haben, die dem Boden mit der vorderen Seite aufliegen und den Körper durch abwechselnde Bewegungen vorwärts schieben, während die Brustflossen hoch über dem Boden frei pendelnd getragen werden und nur als Tastorgane funktio-

nieren. Diese Funktion der Bauchflossen bei Coccosteus würde auch das Fehlen von Brustflossen bei dieser Gattung wie auch bei den übrigen Arthrodiren erklären. Der Stachel, der sich entweder in guter Ausbildung oder in rudimentärem Zustande bei den Arthrodiren vorfindet (Fig. 514), ist mit der Brustflosse der übrigen Fische oder Teilen derselben keinesfalls homolog. Dieses „Spinale" scheint die Funktion eines Tastapparates besessen zu haben.

Fig. 514. Coccosteus decipiens Ag. Rekonstruktion nach Jaekel und Traquair in ½ nat. Gr. Unterdevon Schottlands. *sp* = Spinale. (Aus *v. Stromer.*)

Abweichend von den bisher besprochenen primitiven Fischen des Paläozoikums finden wir bei den Arthrodiren kräftige Kieferknochen ausgebildet, die schneidende oder gezackte Ränder besitzen; während uns also hier ein Brechscherengebiß entgegentritt, liegt bei anderen Arthrodiren ein ausgesprochenes Reibgebiß vor. In beiden Fällen sind die Kieferformen als Anpassungen an eine durophage Ernährungsweise anzusehen, d. h. die benthonischen Tiere haben harte animalische Nahrung zu sich genommen und die hartkörperigen Beutetiere entweder zerbissen oder mit den Zahnplatten zerrieben. Ein Beispiel für ein Brechscherengebiß der Arthrodiren bildet Coccosteus (Fig. 514), ein Beispiel für ein Reibgebiß Mylostoma (Fig. 515).

Die Arthrodiren sind nur aus dem Devon bekannt; sie sind zum Teil Süßwasserbewohner gewesen, aber die Mehrzahl der Gattungen und

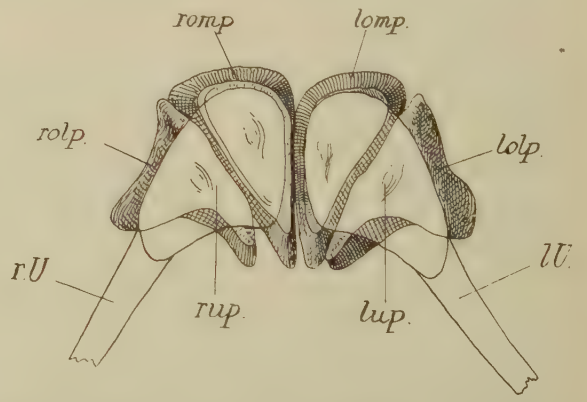


Fig. 515. Oberes und unteres Gebiß von Mylostoma variabile Newb., aus dem Devon von Ohio. Beide Gebisse sind zur Deckung gebracht, so daß die von der Gaumenfläche gesehenen oberen Zahnplatten vom Unterkiefer (weiß gelassen) teilweise gedeckt erscheinen. *lomp.* = linke obere Mittelplatte, *lolp.* = linke obere Seitenplatte, *romp.* = rechte obere Mittelplatte, *rolp.* = rechte obere Seitenplatte, *rup.* = rechte Unterkieferplatte, *lup.* = linke Unterkieferplatte, *r.U.* = rechter Unterkiefer, *l.U.* = linker Unterkiefer. Stark verkl.
(Nach *C. R. Eastman.*)

Arten ist in marinen Ablagerungen gefunden worden. Unter ihnen finden sich einige Riesenformen, wie die nordamerikanischen Gattungen

Titanichthys und Dinichthys, deren Schädel bis 1 m Länge erreichte. Die Mehrzahl der europäischen Gattungen, wie Coccosteus, umfaßt jedoch kleine Formen.

Fünfte Unterklasse: Elasmobranchii.

Die Elasmobranchier, die auch mitunter als „Selachii" bezeichnet werden, sind in der Gegenwart durch die Ordnungen der Plagiostomi (Haifische und Rochen) und der Holocephali (Seekatzen oder Chimären) vertreten. Die meisten Familien stehen noch heute in voller Blüte, nur wenige sind gänzlich erloschen. Zu den ausgestorbenen Gruppen gehören die Ordnungen der Pleuropterygii und der Ichthyotomi sowie eine verhältnismäßig kleine Zahl von Familien der Plagiostomen und Holocephalen.

Das Skelett der Elasmobranchier besteht entweder aus reinem oder schwach verkalktem Knorpel; ein typisches Knochengewebe fehlt allen Elasmobranchiern. Die Kiemenspalten, in der Regel fünf, bei den primitiveren Typen sechs bis sieben an Zahl, öffnen sich meist ohne Schutz eines Operkularapparates oder Kiemendeckels nach außen, aber bei den Chimären ist nur eine einzige Kiemenspalte vorhanden, die durch

Fig. 516. Chlamydoselache anguineus Garm.; lebend bei Madeira und Japan. (Nach *A. Günther*.)

einen dem Operkularapparat der Teleostomen in physiologischer Hinsicht entsprechenden Deckel geschützt wird. Die lebende Gattung Chlamydoselache besitzt sechs faltige Hautlappen an den Rändern der Kiemenspalten, durch welche ein Eindringen von Fremdkörpern in den Kiemenkorb verhindert wird, eine Anpassung an die grundbewohnende und wahrscheinlich zum Teil grabende oder wühlende Lebensweise dieses aalförmigen Haifisches (Fig. 516). Die Mundöffnung liegt bei den meisten Elasmobranchiern auf der Unterseite des Schädels, gleichfalls eine Anpassung an die meist benthonische Lebensweise dieser Tiere, und ist auch bei den später zur freischwimmenden Lebensweise übergegangenen Typen in dieser Lage verblieben. Die vorherrschend benthonische Lebensweise der Angehörigen der Unterklasse der Elasmobranchier hat wiederholt zur Ausbildung von stark dorsoventral abgeplatteten Körperformen geführt, die wir unter der Bezeichnung „Rochen" zusammenzufassen gewöhnt sind, ein systematischer Begriff, der sich jedoch nicht aufrecht erhalten läßt, weil Rochenformen aus verschiedenen Ahnentypen unabhängig entstanden sind und der durch Konvergenz bedingten allgemeinen Ähnlichkeit verschiedene tiefgreifende Unterschiede morphologischer Natur zwischen den einzelnen rochenförmigen Plagiostomen gegenüberstehen.

Da ein Belag des Schädels aus Deckknochen fehlt und das Primordialcranium knorpelig bleibt, so ist dasselbe nur in den seltensten Fällen fossil erhalten geblieben, wie bei einem trefflich erhaltenen Exemplar des mit dem lebenden Cestracion (= Heterodontus) nahe verwandten Hybodus Hauffianus aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg (Fig. 517). Sonst bilden vereinzelte Zähne und Flossenstacheln fast die einzigen Überreste aus der geologischen Vergangenheit der Elasmobranchier, von denen wir Kenntnis besitzen.

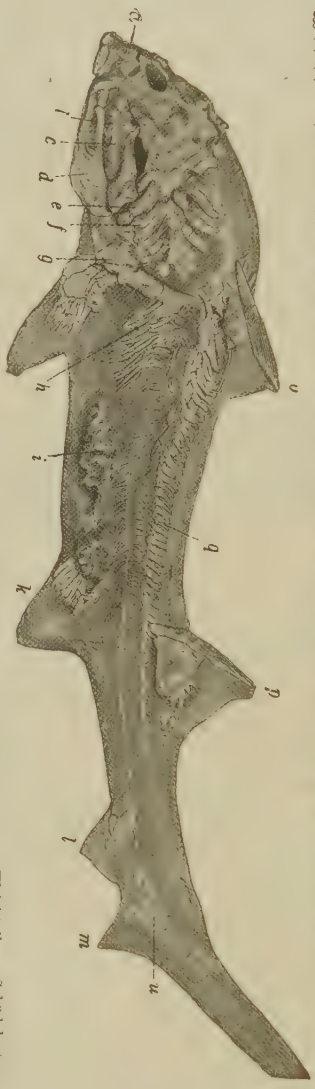


Fig. 517. Hybodus Hauffianus E. Fraas. Skelett mit Abdruck des Körperumrisses und mit Resten von Weichteilen, Schädel etwas schräg gesehen, 1/8 nat. Gr. *a* = kurzes Rostrum, dahinter präfrontale Lücke, *b* = Labialknorpel, *c* = Palatoquadratum mit kurzem prä- und postorbitalem Fortsatz, *d* = Unterkiefer, *e* = Hyomandibulare, *f* = Kiemenbögen, *g* = Brustgürtel mit basalen und radialen Knorpeln der Brustflosse, *h* = Rippen, *i* = Magengegend mit Bauchstacheln, *k* = Bauchflosse, *l* = Afterflosse, *m* = unteres Segel der Schwanzflosse, *n* = erste, *o* = zweite Rückenflosse mit Flossenstachel, Knorpelplatte und Knorpelstrahlen, *p* = obere, *u* = untere Bögen der Wirbelsäule. Oberer Lias, Posidonomyenschiefer; Holzmaden, Württemberg (Tübinger Museum). (Nach *Koken*, aus *v. Stromer.*)

Man hat die Elasmobranchier vielfach als eine Ahnengruppe oder Vorstufe der Knochenfische und der Tetrapoden angesehen. Diese Auffassung ist eine irrige gewesen. Wenn auch die Beschuppung der Haifische als eine primitive anzusehen ist und wir zu der Annahme gezwungen sind, daß auch die höheren Fische ein analoges Entwicklungsstadium durchlaufen haben, bei dem die Beschuppung nur aus sehr zahlreichen, kleinen, isolierten Hautzähnen oder „Plakoidschuppen" bestand, aus denen sich dann später im Laufe der Stammesgeschichte die sich dachziegelförmig deckenden Schuppen der höheren Fische, also die „Ganoidschuppen", „Cycloidschuppen" und „Ctenoidschuppen" entwickelt haben, so genügt doch dieses Merkmal ebensowenig wie der primitive Zustand des meist rein knorpelig bleibenden Skelettes und die primitive Schwanzflossenbildung zu der Annahme, daß in den Elasmobranchiern die Ahnengruppe der höheren Wirbeltiere zu erblicken ist. Vor allem spricht gegen eine solche Annahme die Tatsache, daß die Entstehung der Wirbelzentren bei den Elasmobranchiern auf durchaus verschiedeneren Wegen als bei den übrigen Fischen zustande gekommen ist. Während bei den letzteren die Wirbelkörper durch die Bogenstücke oder Arcualia (vgl. S. 319) gebildet werden, also perichordalen Ursprunges sind, erfolgt die Bildung des Wirbelkörpers bei den Elasmobranchiern durch eine Verkalkung der Chordafaserscheide, weshalb wir diesen Wirbeltypus als Chordawirbel dem Bogenwirbeltypus der höheren Fische gegenüberstellen müssen.

Die Entstehung eines festen Wirbelkörpers geht bei den Elasmobranchiern zunächst in der Weise vor sich, daß sich um die Chorda dor-

salis in regelmäßigen Zwischenräumen Ringe bilden, welche die Chorda einschnüren, so daß sie das Aussehen einer Perlschnur erhält. Aus diesem Grundtypus, der auch noch bei der lebenden Gattung Chlamydoselache erhalten ist (Fig. 516), geht durch Ausbildung eines dickwandigen Hohlzylinders um das Chordastück zwischen dem Vorder- und Hinterende des Wirbels der zyklospondyle Wirbelkörpertypus hervor, den wir gleichfalls noch bei einigen lebenden Gattungen erhalten finden.

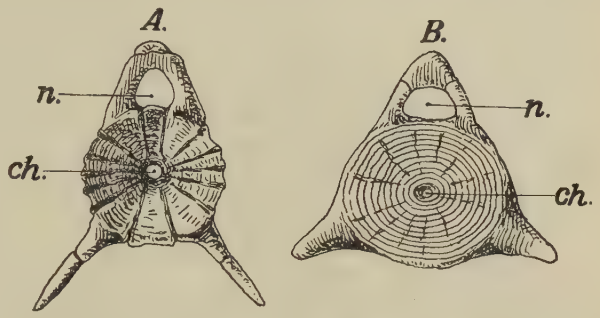


Fig. 518. A. Asterospondyler Wirbel von Lamna cornubica Gm., lebend. B. Tektospondyler Wirbel von Rhina squatina L., lebend. (Nach *E. S. Goodrich.*) *n.* = Neuralkanal, *ch.* = Chordakanal.

Vom zyklospondylen Typus zweigen nun zwei verschiedene Wege ab. Der eine führt durch weitere Anlagerung konzentrischer Kalkröhren zur Ausbildung eines aus zahlreichen übereinander liegenden Hohlzylindern gebildeten Blattwirbels oder tektospondylen Wirbels (Fig. 518 B), während der andere Spezialisationsweg zur Entstehung eines asterospondylen Wirbels (Fig. 518 A) leitet, bei dem die Verfestigung des Wirbelkörpers durch die Ausbildung radialer Knochenblätter bewirkt wird, die sich um den zuerst gebildeten Hohlzylinder als ersten Schutz der Chorda herumlegen. Die Unterscheidung der Familien der lebenden Plagiostomen muß auf diesen verschiedenen

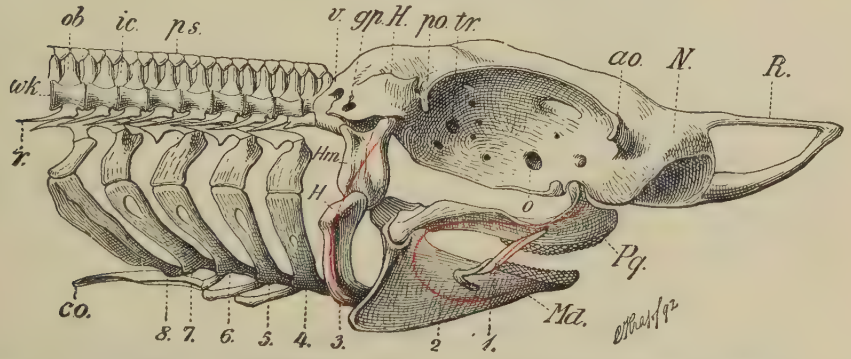


Fig. 519. Anfang der Wirbelsäule und Schädel mit Visceralskelett von Mustelus vulgaris. *wk* = Wirbelkörper, *r* = Rippen, *ob* = obere Bögen, *ic* = Intercalaria, *ps* = Processus spinosi. Im Schädel: *v* = Vagusloch, *gp* = Glossopharyngeusloch, *po* = Postorbitalfortsatz, *ao* = Antorbitalfortsatz, *tr* = Trigeminusloch, *o* = Opticusloch, *H* = Hörkapsel, *N* = Nasenkapsel, *R* = Rostrum, *1–8* = Visceralbögen, *1* = Lippenbogen, *2* = Kieferbogen, *Pq* = Palatoquadratum, *Md* = Mandibula, *3* = Zungenbeinbogen, *Hm* = Hyomandibulare, *H* (unter *Hm*) = Hyoid (= Ceratohyale), *4–8* = Kiemenbögen, *co* = Copula. (Nach *Richard Hertwig.*)

Wirbelkörpertypus in hohem Grade Rücksicht nehmen, um die Vereinigung von nicht genetisch zusammengehörenden Stämmen zu vermeiden. Die Holocephalen besitzen keine massiven Wirbelkörper, sondern höchstens Ringzentren.

Die Aufnahme des Atemwassers erfolgt bei den meisten Elasmobranchiern durch die sogenannten „Spritzlöcher“ oder Spiracula,

die meist hinter den Augen liegen. Sie finden sich auch noch bei höheren Fischen, wie z. B. bei Polypterus und Acipenser, während sie bei Lepidosteus und Amia rudimentär sind.

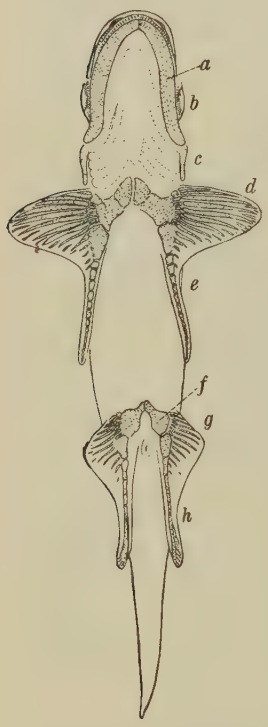


Fig. 520. Cladodus Fyleri Newb. Unterseite, Rekonstruktion von Jaekel, 1/6 nat. Gr. *a* = Mandibel, *b* = Auge mit Sklerotikaring, *c* = Kiemenbögen, *d* = Brustflosse mit parallelen Strahlen und mit gegliederter langer Achse (*e*), *f* = Becken, *g* = Bauchflosse mit gegliederter langer Achse *h* (Pterygopodium); die Seitenkiele am Schwanz sind nicht gezeichnet. Oberdevon, Clevelandshales; Ohio.

Die Verbindung des Unterkiefers mit dem Schädel ist im primitivsten Falle hyostyl: der Unterkiefer tritt mit dem Hyomandibulare in Verbindung, das hinter ihm liegt (Fig. 519), und wird vom Zungenbeinbogen getragen. Oben lenkt der Unterkiefer am Palatoquadratum ein, das nicht fest mit dem Primordialcranium verbunden, sondern nur durch Ligamente an ihm befestigt ist. Das Palatoquadratum und der Unterkieferast bilden zusammen den ersten Visceralbogen, das Hyomandibulare und das sich unten an dieses anschließende Ceratohyale den zweiten Visceralbogen oder Zungenbeinbogen.

Aus dem hyostylen Typus ist der amphistyle abzuleiten, bei dem das Hyomandibulare reduziert ist und der Unterkiefer nur mit dem Palatoquadratum in Verbindung tritt, das in eine tiefe Grube an der Unterseite und Außenseite des Knorpelschädels eingesenkt liegt. Wenn diese Verbindung zwischen dem Palatoquadratum und dem Knorpelschädel so weit geht, daß es vollkommen mit ihm verschmilzt, so liegt der Typus vor, den wir den autostylen nennen. Er ist die Folge einer starken Inanspruchnahme des Gebisses, wie sie bei Tieren mit durophager Nahrungsweise vorliegt; daher findet er sich unter den Elasmobranchiern bei den Holocephalen, aber auch unter den höheren Fischen bei den Dipneusten und kann nur als eine parallele Anpassung, aber nicht als ein Beweis der engeren Verwandtschaft gedeutet werden. Deshalb ist auch dieses Merkmal der Autostylie bei den Arthrodiren nicht als ein Beweis für den genetischen Zusammenhang der Arthrodiren, Dipneusten und Holocephalen zu betrachten (vgl. S. 335).

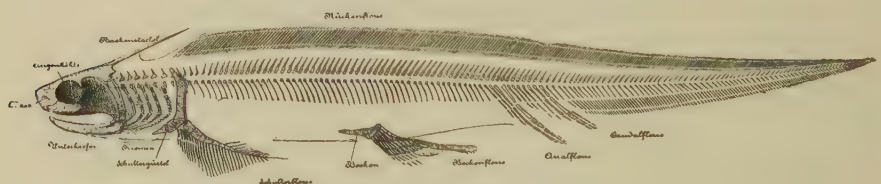


Fig. 521. Pleuracanthus sessilis Jord., sp. Rekonstruktion des Skeletts nach Jaekel. 3/4 nat. Gr. Unterperm, Rotliegendes; Saarbrücken. (Aus *Jaekel*.)

Bei vielen fossilen Elasmobranchiern sind die Zähne als Mahlzähne ausgebildet; bei den lebenden Vertretern finden wir mit wenigen Ausnahmen (z. B. Holocephalen und „Meeradler" oder Myliobatidae) die Fanggebisse entwickelt.

Die ersten Elasmobranchier sind aus dem Devon bekannt; fast alle sind marine Typen gewesen, nur die Ichthyotomi sind allein aus Süßwasserablagerungen und Brackwasserbildungen nachgewiesen. In der Gegenwart kennt man nur sehr wenige Süßwasserformen, die Mehrzahl der Arten ist zu den Meeresbewohnern zu zählen.

Unter den vier Ordnungen der Elasmobranchier nehmen die **Pleuropterygier** die tiefste Stelle ein. Sie werden durch die devonische Gattung Cladodus (= Cladoselache, Fig. 520) vertreten, deren Flossenbau wichtige Aufschlüsse über die Entstehungsgeschichte der Haifischflossen gewährt. Bei den lebenden Haien findet sich an den Bauchflossen der Männchen der sogenannte „Clasper", ein bei der Begattung als Klammerapparat funktionierendes Gebilde, das in den Brustflossen beider Geschlechter und in den Bauchflossen der Weibchen fehlt. Bei Cladodus treten dagegen diese Teile der Bauchflosse als „Pterygopodien" auch in den Brustflossen auf und stellen die primäre Hauptachse der Flossen dar, an welche sich erst sekundär die Radialia, d. h. die vom Pterygopodium seitlich ausstrahlenden Flossenstrahlen angeschlossen haben. Die ältesten Elasmobranchier dürften sonach zuerst Kriechorgane besessen haben, die in ähnlicher Weise wie die Gliedmaßen der Dipneusten (vgl. S. 347) funktionierten und sich erst später zu Schwimmflossen ausgebildet haben. Eine Cladodusart ist auch im Karbon Schottlands gefunden worden.

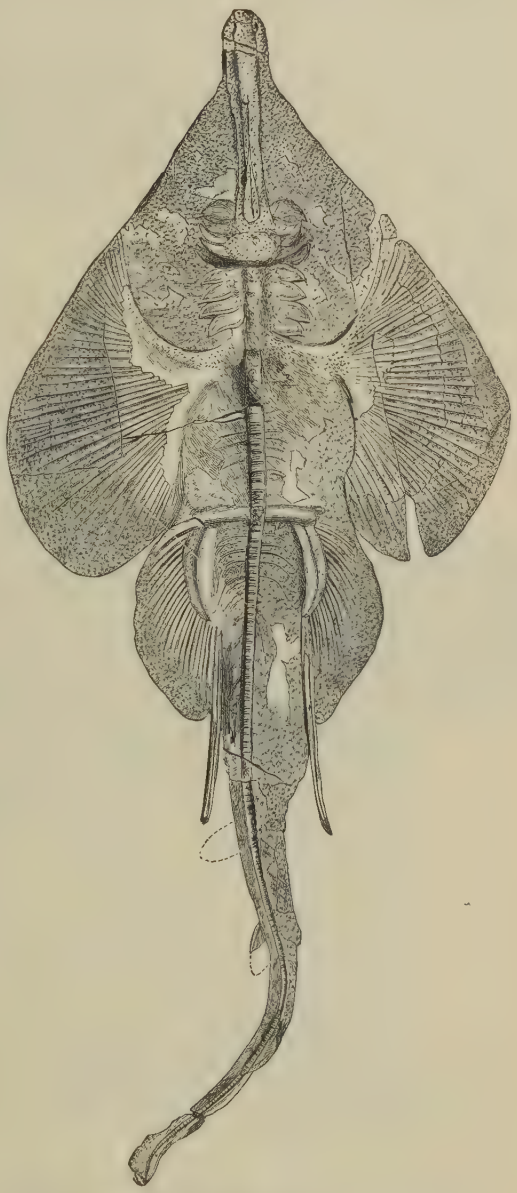


Fig. 522. Rhinobatis bugesiacus Thioll. ♂ ca. 1/10 nat. Gr. Oberster Jura, lithographischer Schiefer; Eichstätt, Bayern (Aus *Zittel*.)

Die zweite Ordnung der Elasmobranchier, die **Ichthyotomi,** wird durch die Gattung Pleuracanthus aus dem Karbon und Perm Europas und Nordamerikas vertreten. Sie ist in manchen Merkmalen primitiv,

in anderen hochspezialisiert; so verhalten sich die Bauchflossen primitiv, während der allgemeine Anpassungstypus, der als macruriform zu bezeichnen ist, eine einseitige, hohe Spezialisation darstellt, die uns verbietet, die Ichthyotomen als die Ahnen der Plagiostomen anzusehen. Der Knorpelschädel trägt mitunter einen großen Nackenstachel, die Haut war vollständig unbeschuppt. Die Mundöffnung steht nicht auf der Unterseite, sondern liegt endständig (terminal, Fig. 521).

Unter den **Plagiostomen,** der dritten Ordnung der Elasmobranchier, sind sowohl zahlreiche Arten bekannt, die als freischwimmende Typen zu betrachten sind, wie auch Formen, die durch die dorsoventrale Abplattung des Körpers und die damit in Verbindung stehende Flossenform sich als benthonische Typen von Rochengestalt erweisen. Für die Geschichte der Plagiostomen sind diese fossilen Vertreter ohne große Bedeutung. Ein Beispiel für einen nektonischen Typus ist Hybodus Hauffianus (Fig. 517) aus dem süddeutschen Lias, der sich allerdings meist auf dem Meeresgrunde aufgehalten haben dürfte, für die rochenförmigen Typen Rhinobatus bugesiacus (Fig. 522) aus dem oberen Jura

Fig. 523. Menaspis armata Ew. Oberpermischer Kupferschiefer des Martinsschachtes in Thüringen. $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*)

von Eichstätt in Bayern. Manche fossile Typen, wie Menaspis armata aus dem Perm Deutschlands, ein Angehöriger der erloschenen Familie der Cochliodontiden mit Reibgebissen (durophage Bodenbewohner) waren mit kräftigen Stacheln bewehrt (Fig. 523) und als ebensolche Waffen sind wohl auch die gezähnten Stacheln der Edestiden des oberen Karbons und Perms Europas, Nordamerikas und Australiens anzusehen, wie sie sich bei Edestus (als gekrümmte, aber nicht eingerollte Gebilde, Fig. 524) und bei Helicoprion (als spiralig eingerollte Gebilde, Fig. 525) vorfinden.

Die ältesten **Holocephalen,** die vierte Ordnung der Elasmobranchier, sind zwar erst aus dem unteren Lias bekannt, doch unterliegt es kaum einem Zweifel, daß diese Gruppe der Elasmobranchier ein viel höheres geologisches Alter besitzt. In vielen Merkmalen einseitig spezialisiert, stellt sie einen Stamm dar, der frühzeitig eine bestimmte und von den lebenden Gattungen beibehaltene Lebensweise einschlug. Durchwegs sind es benthonische Meerestiere, deren Gebisse an eine durophage Ernährungsweise angepaßt sind, womit auch die autostyle Befestigung

des Unterkiefers am Schädel in Verbindung steht. Die Chorda dorsalis ist bei den Holocephalen noch heute persistent und wird bei spezialisierteren Typen von einfachen Ringzentren eingehüllt, ohne daß es zur Ausbildung von massiven Wirbelkörpern mit nur sehr kleiner zentraler Röhre für die stark eingeengte Chorda gekommen wäre wie bei der Mehr-

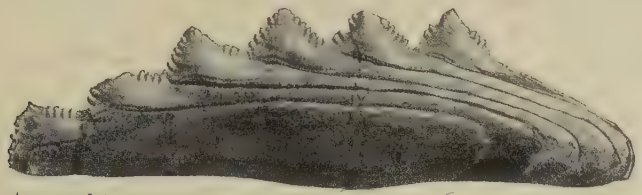


Fig. 524. Edestus crenulatus Hay. Mediane Zähne oder Stacheln. $^2/_3$ nat. Gr. Oberkarbon; Illinois U. S. A. (Nach *Hay*.)

zahl der Plagiostomen. Außer den Ringzentren sind auch noch getrennte Basidorsalia, Supradorsalia (Abschnürungen der Basidorsalia) und Interdorsalia vorhanden. Der Flossenbau entspricht dem der Plagiostomen; der Schädel trägt häufig lange und spitze Stacheln. Bei den lebenden

Fig. 525. Helicoprion Bessonowi Karp. „Spiralorgan", ½ nat. Gr. Unterperm, Artinskstufe; Krasnoufimsk, Gouv. Perm. (Nach *Karpinsky*.)

Chimäriden trägt der Schädel des Männchens einen medianen, umlegbaren Stachel; bei fossilen ist dieser Stachel mitunter sehr stark verlängert und die Schnauze noch stärker als bei den lebenden Gattungen Harriotta oder Callorhynchus in ein langes Rostrum ausgezogen, wie z. B. bei der aus dem Lias Englands bekannten Squaloraja polyspondyla

(Fig. 526). Fossile Eikapseln aus dem deutschen Dogger gleichen in hohem Grade den Eikapselformen, die wir von lebenden Chimäriden kennen.

Sechste Unterklasse: Acanthodei.

Diese durch die Gattung Acanthodes sowie durch eine Reihe weiterer Gattungen aus dem Devon, Karbon und Perm bekannte Gruppe der Fische ist durch so viele eigenartige Merkmale gekennzeichnet, daß sie keiner anderen Unterklasse eingereiht werden kann und als ein selbstständiger Zweig des Fischstammes betrachtet werden muß. Vor allem ist das Verhalten der paarigen Flossen sehr eigenartig. Während die Brustflossen und Bauchflossen der Elasmobranchier auf Stützapparate zurückzuführen sind, die als Pterygopodien noch bei den Pleuropterygiern in beiden Flossenpaaren auftreten, bei den Plagiostomen aber nur mehr in den Bauchflossen der Männchen erhalten sind, fehlen solche Bildungen den Acanthodiern gänzlich. Die Brust- und Bauchflossen werden hier an ihrer Vorderseite durch einen spitzen, starken Stachel gestützt, der keine Schmelzschichte trägt; undeutliche Spuren von Versteifungsstrahlen sind vorhanden, aber sie zeigen einen durchaus von dem Flossenskelett der Elasmobranchier verschiedenen Verlauf. Dazu kommt, daß bei den primitiveren Formen, wie z. B. bei Climatius aus dem Devon (Fig. 527) fünf Nebenflossen zwischen der Brust- und Bauchflosse jeder Körperseite auftreten, die im weiteren Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung der Acanthodier allmählich reduziert werden und schließlich ganz verloren gehen, wie Acanthodes aus dem Perm (Fig. 528) zeigt. Dieser Bau der Flossen sowie ihre große Zahl bei den älteren Gattungen spricht dafür, daß sie bei diesen Formen aus einem lateralen Hautsaum entstanden sind, der sich zuerst in sieben Lappen teilte, von denen der erste und der letzte größer waren als die dazwischen liegenden. Auch die Art der Beschuppung ist von jener der Elasmobranchier einerseits und der Teleostomen andererseits durchaus verschieden. Die Schuppen bestehen nur aus Dentin (die Schmelzlage fehlt ihnen also gänzlich) und sie schließen sich zu einem Mosaik von quadratischen Plättchen zusammen, ohne daß sie sich dachziegelartig decken würden. Auf dem Schädel sind nur die dorsalen Teile beschuppt, die Wangen und die Unterseite unbeschuppt. An den Kiemenspalten

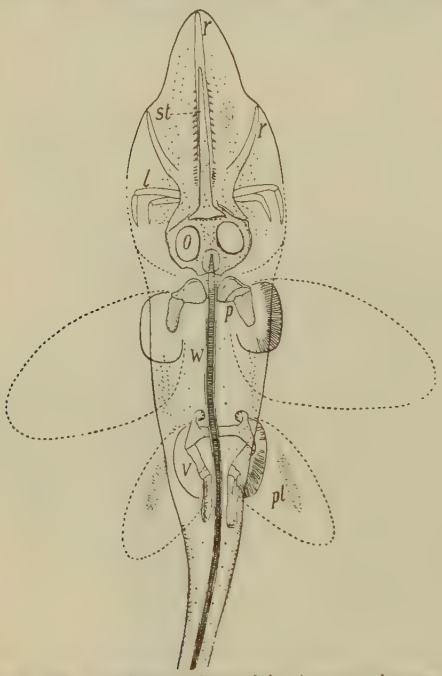


Fig. 526. Squaloraja polyspondyla Ag., aus dem unteren Lias von Dorsetshire (England); Rekonstruktion eines ♂, von oben in ¼ nat. Gr. *l* = paarige Lippen(?)knorpel, *O* = Augenhöhle, *p* = Schultergürtel, *r* = Rostralknorpeln, am mittleren kleine Seitenstacheln, *st* = Knorpelstachel am Kopfe des Männchens, *v* = Beckengürtel, *w* = Kalkringzentren um die Chorda dorsalis, *pl* = Placoidschuppen. (Nach *B. Dean.*)

sind ähnlich wie bei der Elasmobranchiergattung Chlamydoselache aus der Ordnung der Plagiostomi (Fig. 516) faltige Hautlappen entwickelt, die als Schutz der fünf offenen Kiemenspalten dienen.

Die Skeletteile zeigen eine von den Elasmobranchiern und Teleostomen gänzlich abweichende histologische Struktur, da sie aus einer

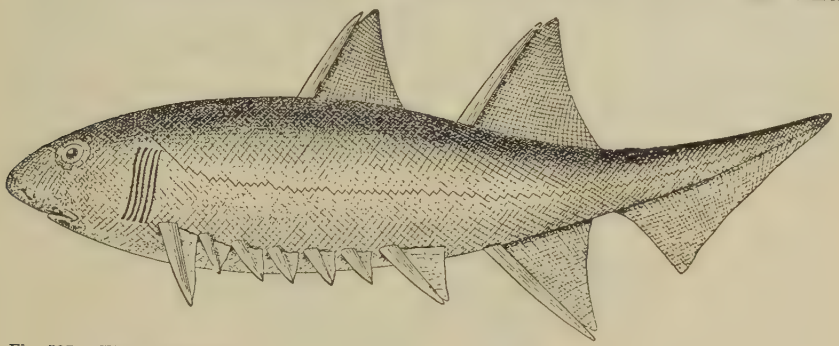


Fig. 527. Climatius Macnicoli Powr. Devon (Oldred), Schottland. (Nach *A. Smith Woodward.*)

dichten äußeren und einer porösen inneren Lage bestehen, deren Aufbau sehr verschieden ist. Durchaus eigenartig ist auch das Schädelskelett gebaut, das sich weder mit dem der Elasmobranchier noch mit dem der Teleostomen näher vergleichen läßt.

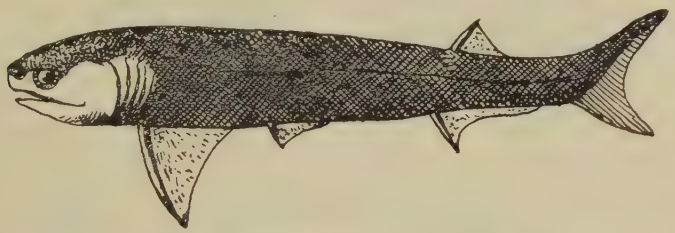


Fig. 528. Rekonstruktion von Acanthodes Bronni Ag., aus dem Perm Deutschlands, in $^1/_3$ nat. Gr. (Umrißlinien nach der Rekonstruktion von *A. S. Woodward*, aber Schädelregion abgeändert.)

Siebente Unterklasse: Teleostomi.

Den bisher besprochenen Gruppen der Fische stehen die Teleostomen oder „Knochenfische" als die weitaus arten- und formenreichste Abteilung des Fischstammes gegenüber. Sie erscheinen zuerst im unteren Devon, spalten sich frühzeitig in verschiedene selbständige Stämme und nehmen vom Jura an einen außerordentlichen Aufschwung, der darin zum Ausdrucke kommt, daß wir in der Gruppe der am höchsten entwickelten Teleostomen, die man früher als die „Teleostei" zusammenzufassen pflegte, nicht weniger als 165 lebende Familien unterscheiden können, denen nur die geringe Zahl von etwa 10 erloschenen Familien gegenübersteht. Dieser Aufschwung ist wohl auf die frühzeitig gesteigerte Bewegungsfreiheit im Gegensatze zu den im allgemeinen schwerfälligen Bodenformen zurückzuführen, welche die Hauptmasse des Elasmobranchierstammes ausmachen, in dem schnellschwimmende Hochseetypen, wie sie verschiedene lebende Haie sind, nur eine verschwindende Minderheit darstellen. Damit steht wohl auch in Zusammenhang, daß wir unter den Teleostomen nur sehr wenige hochgradig an das benthonische

Leben angepaßte Formen und überhaupt keinen einzigen Typus finden, der sich den in so hohem Grade an die benthonische Lebensweise angepaßten Rochen an die Seite stellen ließe.

Das bezeichnendste Merkmal der Teleostomen liegt in der stufenweise vom Paläozoikum an sich steigernden Verknöcherung des Skelettes. Der Schädel ist mit einer über dem Primordialcranium liegenden und mit demselben stellenweise in innige Verbindung tretenden Schichte von Hautknochen übermantelt, die bei den ältesten Typen aus zahlreichen kleinen Mosaikplatten (z. B. Fig. 504), bei den höher spezialisierten Formen dagegen aus größeren Knochen besteht, die größtenteils aus der Verschmelzung vieler kleiner Knochenplättchen hervorgegangen

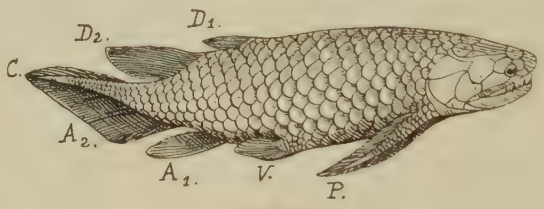


Fig. 529.

Fig. 530.

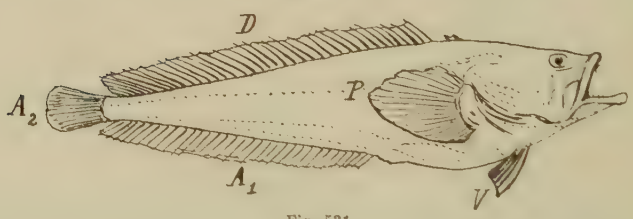


Fig. 531.

Abdominale Bauchflossenstellung: Fig. 529 (Holoptychius, ein Crossopterygier aus dem Devon); *thorakale Stellung*: Fig. 530 (Lucioperca sandra, lebend in Europa); *jugulare Stellung*: Fig. 531 (Porichthys porosissimus, lebend in Amerika). D D_1D_2 Dorsalflossen, A_1A_2 Analflossen, C Caudalis, P Brustflosse (Pectoralis), V Bauchflosse (Ventralis).

sein dürften. Ein durchgreifendes Merkmal ist der Verschluß der äußeren Kiemenöffnungen durch einen Deckelapparat, den Operkularapparat. Die Wirbelsäule ist bei den älteren Typen nur unvollkommen verknöchert, bei den höher spezialisierten und geologisch jüngeren Formen dagegen aus festen Wirbeln aufgebaut, die aus der Verschmelzung von Bogenstücken entstanden sind und somit einen ganz anderen Entwicklungsweg genommen haben als die Wirbel der Elasmobranchier.

Die ältesten Teleostomen besaßen zwei Paare von Seitenflossen. Die Ventralflossen lagen ursprünglich weit hinten, sie standen „abdominal" (Fig. 529); im Verlaufe der Stammesgeschichte traten jedoch bei einzelnen Formenreihen Verschiebungen der Bauchflossen nach vorne

ein, sie wurden zuerst unter den Thorax (Brustkorb) gerückt, gelangten also in eine „thorakale" Lage (Fig. 530), aus dieser aber durch weitere Verschiebung nach vorn in eine „jugulare" (Fig. 531) und schließlich, wenn sie unter das Kinn zu stehen kamen, in eine „mentale" Position. Diese Verschiebung scheint die Folge der Annahme einer hochrückigeren Körperform gewesen zu sein; wenn wir aber auch bei vielen spindelförmigen Typen weit vorn stehende Bauchflossen antreffen, so ist dies dadurch zu erklären, daß nach Durchlaufung einer hochrückigen Anpassungsstufe, wie sie für Fische mit verminderter Bewegungsfähigkeit bezeichnend ist, wieder eine spindelförmige Körpergestalt folgte, falls die Nachkommen der hochrückigen Typen wieder eine größere Bewegungsfreiheit anstrebten und erreichten. In einzelnen Fällen ist denn auch der Nachweis erbracht worden, daß die Ventralflossen sekundär nach hinten gewandert sind, wie bei den Atheriniden, Mugiliden, Polynemiden und Centrisciden, wo die Ventralflossen zwar äußerlich abdominal stehen, innerlich aber durch ein Ligament mit dem Brustschultergürtel verbunden erscheinen, an dem sie bei den hochrückigen Vorfahren angeheftet gewesen sind.

Mitunter gehen die Bauchflossen gänzlich verloren, und zwar ist dies der Fall bei aalförmigen Teleostomen (Fig. 532), aber auch bei extrem hochkörperigen Typen (Fig. 533). Die Brustflossen gehen nur selten verloren, so z. B. bei den schlangenartigen Muränen.

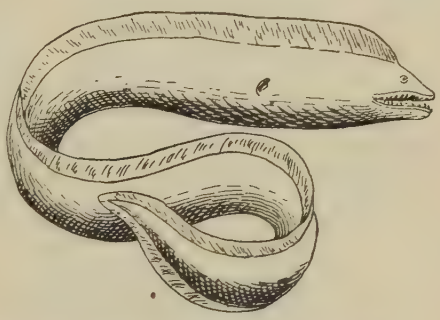


Fig. 532. Gänzlicher Verlust der Brustflossen und Bauchflossen bei aalförmigen Fischen: eine Muräne (Muraena picta), stark verkleinert. Der schwarze Fleck an der Körperflanke ist die weit nach hinten verschobene trichterförmige Kiemenöffnung.

Die Frage der Ableitung der paarigen Flossen der Teleostomen ist noch immer nicht vollständig aufgeklärt; sicher ist nur, daß sie keinesfalls auf die paarigen Flossen der Elasmobranchier zurückgeführt werden können. Die primitivsten Teleostomen besaßen Brust- und Bauchflossen mit zentraler Achse, an die sich seitlich Flossenstrahlen anlegten; es scheinen also auch die Flossen der Teleostomen aus Stützorganen und Schiebapparaten hervorgegangen zu sein, die sich bei bodenbewohnenden Typen ausbildeten, die sich ihrer Gliedmaßen in ähnlicher Weise wie die heute noch lebenden, sehr frühzeitig von primitiven Teleostomen abgezweigten Dipneusten bedienten. Wir bezeichnen diese primitivsten Teleostomen mit Beziehung auf das Vorhandensein einer Flossenachse in den paarigen Flossen und der eigentümlichen Gestalt der Flossen als „Quastenflosser" oder Crossopterygier. Von ihnen sind einerseits die in vielen Punkten primitiv gebliebenen, in manchen anderen spezialisierten Dipneusten oder Lungenfische, andererseits die Actinopterygier abzuleiten, welche die überwiegende Mehrzahl der lebenden Fische bilden.

Man hat bis in die letzte Zeit versucht, unter den Actinopterygiern die Hauptstammesreihen nach den Merkmalen der Beschuppung zu unterscheiden. Diese Gruppierung, die als die primitivste Stufe die Ganoidei (rhombische Schuppen mit Ganoinüberzug), als die nächst höhere Stufe die Cycloidei (Schuppen mit halbkreisförmigem Hinter-

rand) und endlich als höchste Stufe die Ctenoidei (Schuppen mit gezähntem Hinterrand) unterschied, hat sich als unhaltbar erwiesen, seitdem der Nachweis erbracht wurde, daß diese Stufen von ganz verschiedenen Stämmen unabhängig voneinander durchlaufen worden sind und somit nur Entwicklungsstufen der Teleostomen darstellen, die nicht als Grundlage für eine systematische oder phylogenetische Unterscheidung der verschiedenen Stämme dienen können.

Ebenso können auch der Bau und die Form der Schwanzflosse (richtiger „Terminalflosse" oder „Endflosse") nicht als ein Kriterium für die systematische Gruppierung der Teleostomen betrachtet werden. Ursprünglich bestand die Terminalflosse aus einer den Hinterrand des Körpers in der Medianebene umsäumenden Schwanzflosse oder Caudalis, vor der zwei hintereinander stehende Analflossen oder Afterflossen auf der Bauchseite und zwei hintereinander stehende Dorsalflossen oder Rückenflossen auf der Dorsalseite des Körpers standen. Durch die stärkere Inanspruchnahme des unteren Lappens der Caudalis wurde derselbe größer, und das Ende der Wirbelsäule wurde hinaufgebogen. Später trat die hintere Afterflosse mit der Caudalis in enge Berührung und beide verschmolzen zu einer einheitlich erscheinenden, aber beim Embryo noch in zwei getrennten Stücken angelegten Terminalis, die also aus der primären Caudalis und Analis secunda bestand (Fig. 529). Dieses Stadium der Terminalflossenentwicklung läßt sich bei den primitiven Teleostomen in den beiden Stämmen der Crossopterygier und der Dipneusten (Fig. 539) beobachten.

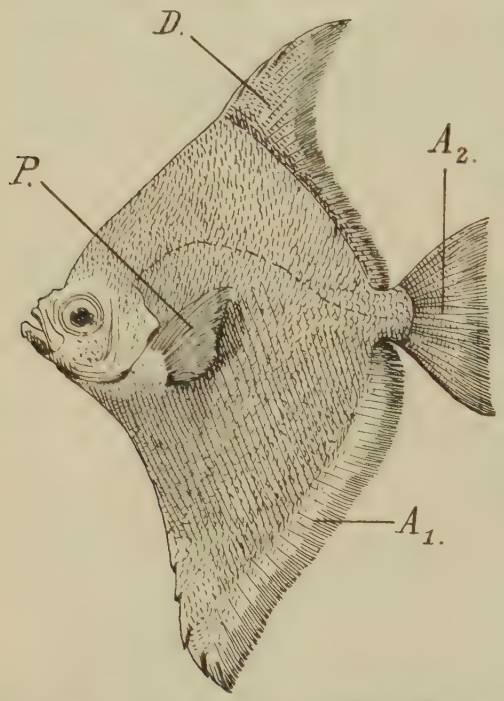


Fig. 333. Psettus sebae, ein extrem hochkörperiger Fisch mit gänzlich verloren gegangenen Bauchflossen. Die Endflosse (Terminalis) wird hier nur von der Analis secunda (A_2 gebildet. P = Pectoralis, A_1 = Analis prima, D = Dorsalis.

Während nun bei den beiden genannten Stämmen dieser Typus der Terminalflossenbildung von einer bis an das äußerste Körperende ununterbrochenen, gleichmäßigen Schuppenanordnung begleitet wird, setzte bei den ältesten Actinopterygiern eine Spezialisation ein, die im weiteren Verlaufe zu eigenartigen Modifikationen der Beschuppung des Körperendes führte. Bei ihnen erscheinen nämlich die Schuppenreihen des Körpers, die auf den Flanken schräge von vorn oben nach hinten unten herabziehende Reihen bilden, durch eine messerscharfe Linie von den Schuppenreihen des Schwanzendes getrennt, die von hinten, d. h. vom Körperende, schräge nach vorn und unten herablaufen und an einer scharfen Grenzlinie gegen die Schuppenreihen der Körper-

flanken abschneiden (Fig. 534). Noch ist in den jugendlichen Anfangsstadien (z. B. bei Lepidosteus, Fig. 535) der Aufbau der Terminalflosse derselbe wie bei den Crossopterygiern und bei den Dipneusten, aber bald

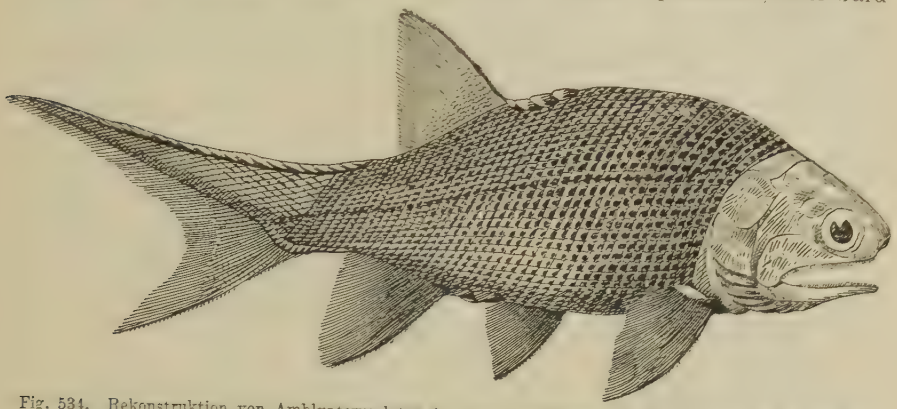


Fig. 534. Rekonstruktion von Amblypterus latus Ag., aus dem Perm von Saarbrücken, in ¾ nat. Gr. (Nach *R. H. Traquair.*)

unterliegt dieser anders beschuppte Schwanzteil der Reduktion, mit ihm geht auch die ursprüngliche Caudalis verloren und es wird die Terminalflosse nur mehr von der Analis secunda gebildet (Fig. 536). Man nennt diesen Schwanzflossentypus den homocerken (z. B. Fig. 530) im Gegensatz zum heterocerken (z. B. Fig. 529), bei dem noch die Caudalis am Aufbaue der Terminalflosse beteiligt ist.

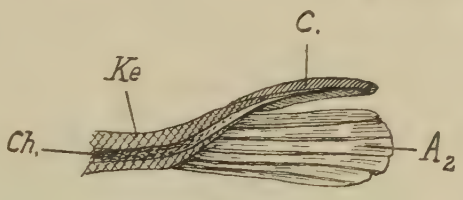


Fig. 535.

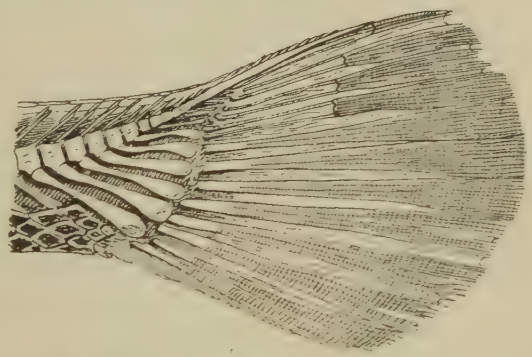


Fig. 536.

Fig. 535 u. 536: Endflossenentwicklung bei Lepidosteus: Fig. 535: Terminalis eines Jungfisches von 200 mm Länge; Fig. 536: erwachsenes Exemplar. *Kr.* = Körperrande, *Ch.* = Chorda dorsalis, A_2 = Analis secunda, *C* = Caud lis. (Fig. 535 nach *A. Agassiz*, Fig. 536 nach *Kölliker.*)

Die Ursachen dieser verschiedenartigen Spezialisation der Terminalis bei den Crossopterygiern und den Dipneusten einerseits und den Actinopterygiern andererseits liegen in der verschiedenen Funktion des Körperendes bei der Schwimmbewegung. Bei der ersten Gruppe wurde der ganze Körper beim Schwimmen in schlängelnde Bewegung gesetzt, während bei den Actinopterygiern, bei denen sich ein sehr schwerer und dicker Schuppenpanzer (Schuppen mit einer dem Schmelz ähnlichen, aber von ihm verschiedenen Substanz, dem Ganoin bedeckt) ausgebildet hatte, beim Schwimmen starr gehalten wurde, so daß nur

der hinterste Abschnitt des Körpers im Bereiche der Terminalis durch Seitenschläge als Lokomotionsorgan funktionieren konnte. Die Bewegungsfähigkeit der Terminalflosse steigerte sich in dem Maße, als das Schuppenkleid des Körperendes der Reduktion verfiel. Schrittweise wurde dieser durch die abweichende Beschuppung kenntliche Abschnitt des Körperendes kleiner und endlich wurde die Lokomotion bei den Actinopterygiern ausschließlich durch die Analis secunda ausgeführt, während die Caudalis mit dem von ihr ursprünglich umsäumten Körperende verloren ging.

Die Trennung der beiden aus den Crossopterygiern hervorgegangenen großen Stämme der Dipneusten und der Actinopterygier ist also dadurch bedingt, daß die ersteren schwerfällige, bodenbewohnende Formen blieben, während die letzteren frühzeitig zur nektonischen, d. h. freischwimmenden Lebensweise übergingen, bei der infolge gesteigerter Beweglichkeit die geschilderte Umformung der Terminalflossenregion eintrat.

Im weiteren Verlaufe der Stammesgeschichte der Actinopterygier sind noch zahlreiche andere Umformungen der Flossen, der Schuppen usw. eingetreten, ebenso wie weitgehende Veränderungen des Schädelbaues und des übrigen Knochengerüstes, die zwar für die Geschichte der zahlreichen selbständigen Familien sehr wichtig, aber für die Gesamtgeschichte der Knochenfische ohne Belang sind.

1. Ordnung: Crossopterygii.

Die „Quastenflosser" führen ihren Namen von der eigentümlichen Anordnung der Flossenstrahlen oder „Lepidotrichien", die sich zwei-

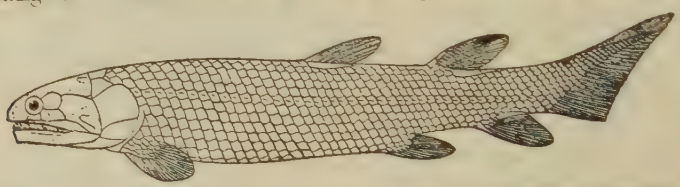


Fig. 537. Rekonstruktion von Osteolepis macrolepidotus Ag. Devon (mittlerer Oldred) Schottlands. (Ungefähr ½ nat. Gr.) (Nach *R. H. Traquair.*)

zeilig dem beschuppten Achsenstab der Flossen anschließen. Die Schuppen der Körperflanken setzen sich ohne Unterbrechung auf den Achsenstab der Seitenflossen fort. Die Schuppen sind bei den primitiveren Gattungen rhombisch, bei den höher spezialisierten am Hinterrande halbkreisförmig abgerundet (cykloid). Nur bei den noch lebenden Polypteriden ist eine Schichte Ganoin als äußere Bekleidung der Schuppen vorhanden, die eine Schmelzschichte vortäuscht, aber eine Knochenschichte darstellt, während bei den Osteolepiden usw. die Schuppen mit einer echten Schmelzlage bedeckt sind. Die Wirbelsäule ist unvollkommen verknöchert; die Verknöcherung beginnt zuerst mit Ringzentren im Schwanzabschnitt. Der Schädel ist ursprünglich mit zahlreichen kleinen Deckknochen gepanzert. Der Kiemendeckelapparat ist einfach gebaut.

Wir unterscheiden verschiedene Familien, deren erste durch die Gattung Osteolepis (Fig. 537), gekennzeichnet wird; die zweite Familie ist in anderer Richtung spezialisiert (z. B. Holoptychius, Fig. 529), besonders im Zahnbau; die Außenwand der Zähne ist stark nach innen

eingefaltet, und die Zähne erinnern daher an die Zähne der „labyrinthodonten“ Stegocephalen. Eine weitere Familie, die sich im Gegensatz zu den bisher genannten und auf das Paläozoikum beschränkten Gruppen durch eine größere vertikale Verbreitung (Devon bis Kreide) unterscheidet, fällt durch die eigentümliche Gestalt der Terminalflosse sowie durch die verknöcherte Schwimmblase auf: die Familie der Coelacan-

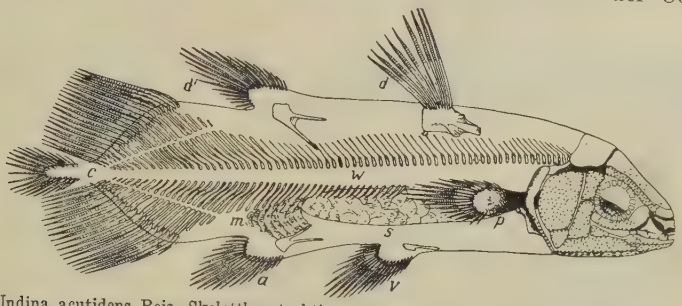


Fig. 538. Undina acutidens Reis, Skelettkonstruktion von Reis, ¼ nat. Gr. a = Afterflosse, c = diphyzerke Terminalflosse mit Pinselflosse, d, d' = Dorsalis 1 und 2, m = fossile Muskelsubstanz, p = Brustflosse, s = Schwimmblase mit verkalkter Wand, v = Bauchflosse, W = Wirbelsäule (ohne verknöcherte Zentra). Oberster Jura, lithographischer Schiefer; Solnhofen, Bayern.

thiden (z. B. Undina, Fig. 538). In der Gegenwart leben die beiden Gattungen Polypterus und Calamoichthys als die letzten Vertreter dieser Stammgruppe der Teleostomen, beide in Flüssen Afrikas.

2. Ordnung Dipneusti (= Dipnoi).

Die Dipneusten stellen einen unmittelbar von den Crossopterygiern abgezweigten und einseitig weiterentwickelten Ast der Teleostomen dar; sie haben infolge des Lebens in schlammigen Gewässern, die in heißen Zeiten austrocknen, ihre Schwimmblasen zu Lungen ausgebildet und daher den Namen Lungenfische erhalten. Der Besitz von Lungen kann jedoch nicht ausreichen, um den Dipneusten eine Stellung in der Ahnenreihe der höheren, lungenatmenden Wirbeltiere, also der Tetrapoden, zuzuweisen; sie stellen einen blind endenden Seitenzweig des Fischstammes dar. Ebenso kann auch das Fehlen des Kiemendeckelapparates und der Besitz innerer Nasenöffnungen nicht ausreichen, um den Dipneusten eine Sonderstellung unter den Fischen zu verschaffen; ihre enge Verwandtschaft mit den Crossopterygiern rechtfertigt eine engere systematische Verbindung dieser beiden Gruppen, als dies häufig angenommen wird.

Ein wichtiges Merkmal, das die Dipneusten von ihren Ahnen unterscheidet, ist das Gebiß. Im Oberkiefer und Unterkiefer finden sich keine kegelförmigen, isolierten Zähne, sondern Zahnplatten, die zwar bei den lebenden Gattungen Protopterus (Afrika) und Lepidosiren (Südamerika) verloren gegangen, sonst aber bei allen Dipneusten vorhanden sind. Diese Zahnplatten sind, wie sich noch beim lebenden Neoceratodus (Australien) nachweisen läßt, aus der Verschmelzung von Einzelzähnen hervorgegangen. Das Gebiß ist durch den Besitz von Kämmen oder Höckern auf den Zahnplatten gekennzeichnet und ist kein durophages Gebiß, sondern zum Zerquetschen und Zerreiben weicher Wasserpflanzen und der auf und zwischen ihnen lebenden Wassertiere bestimmt. Die lebenden Dipneusten kommen nur im Süßwasser vor und das gleiche ist auch für alle bekannten fossilen Ver-

treter dieses Stammes anzunehmen, die seit dem unteren Devon in fossilen Resten vorliegen.

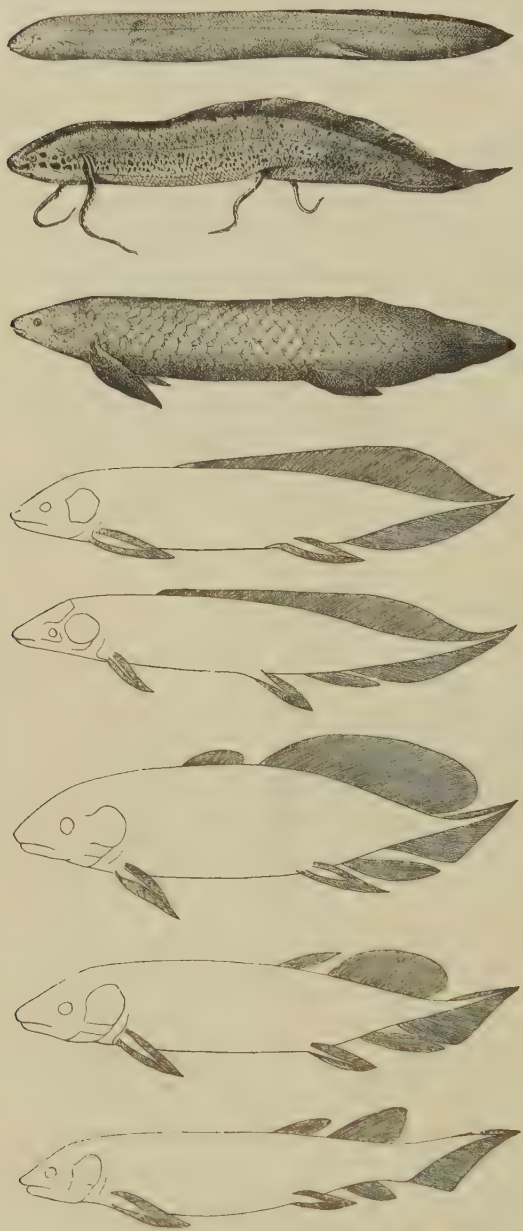


Fig. 539. Die Stufenreihe der Dipneusten. (Nach *L. Dollo.*)

Die ältesten Dipneusten schließen sich in der allgemeinen Körperform sowie in der Zahl und Lage der medianen Flossen durchaus an die paläozoischen Crossopterygier an. Die Schwanzflosse ist bei Dipterus Valenciennesii aus dem unteren Unterdevon (Fig. 539) noch dreieckig

und heterocerk gebaut (aus der Caudalis und Analis secunda bestehend); die hintere Rückenflosse ist zunächst noch klein, nimmt aber im Laufe der phylogenetischen Entwicklung an Größe zu, wie die einer höheren Stufe des Unterdevons angehörende Dipterusart zeigt, wird noch größer bei Scaumenacia aus dem unteren Oberdevon und verschmilzt mit der Caudalis bei der nächst jüngeren Gattung Phaneropleuron aus dem oberen Oberdevon, während die Analis prima bei dieser Gattung noch von der in die Terminalflosse einbezogenen Analis secunda getrennt bleibt. Erst im Unterkarbon ist bei Uronemus die Vereinigung der Analis prima und Analis secunda, der Caudalis und der beiden Dorsalen in einen einheitlichen Flossensaum vollzogen, wie er für die drei lebenden Gattungen Neoceratodus, Lepidosiren und Protopterus bezeichnend ist. Die aus der Trias bekannte Gattung Ceratodus (bis zum Eozän) steht der lebenden Gattung Neoceratodus, dem „Djelleh" der australischen Eingeborenen, der nur mehr den Burnett- und Maryfluß in Queensland bewohnt, sehr nahe, ein Beispiel für den vollständigen Stillstand der Entwicklung gewisser Stammesreihen. Zähne von Ceratodus (Fig. 540) sind in der deutschen Trias nicht allzu selten.

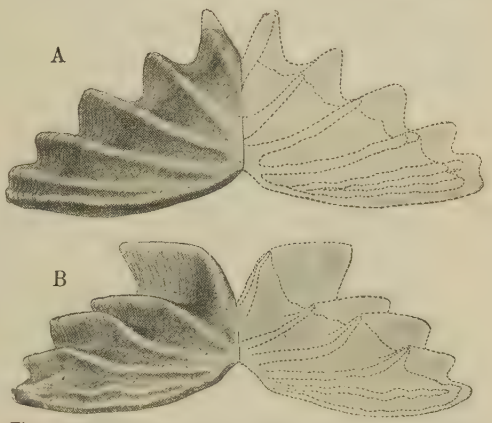


Fig. 540. Ceratodus runciatus Plien. Zahnplatten A des Gaumens von unten, B des Unterkiefers von oben gesehen; oben die linke, unten die rechte ergänzt. Lettenkohle, Obertrias; Württemberg. (Nach *F. Teller.*)

3. Ordnung: Actinopterygii.

Die Actinopterygier haben sich schon in sehr früher Zeit von den Crossopterygiern abgezweigt und einen selbständigen Entwicklungsweg eingeschlagen, der namentlich durch Anpassungen gekennzeichnet ist, die sich als eine Folge der gesteigerten Bewegungsfreiheit darstellen, wie schon bei Besprechung der Terminalflossentypen der ältesten Actinopterygier dargelegt wurde (S. 348). Neben diesen Veränderungen treten uns insbesondere Spezialisationen des Schuppenkleides und eine schrittweise zunehmende Verknöcherung des Skelettes in der weiteren Geschichte des Actinopterygierstammes entgegen. Es ist jedoch nicht möglich, die Gruppierung der Actinopterygier in der bisher üblichen Weise aufrecht zu halten. Die verschiedenen Äste dieses Stammes haben vielfach ganz unabhängig voneinander die gleichen Spezialisationsstufen durchlaufen, so daß dieselben nicht als ein systematisches Merkmal zur Unterscheidung größerer systematischer Gruppen verwendet werden können.

Die am tiefsten stehende Familie der Actinopterygier sind die Palaeoniscidae, die durch die im Perm Deutschlands (Kupferschiefer) häufigen Gattungen Amblypterus (Fig. 534) und Palaeoniscus charakterisiert sind; die scharfe Grenze zwischen den Schuppenreihen der Körperflanken und des Schwanzes ist bei beiden Gattungen sehr deutlich sichtbar. Die Wirbelsäule ist nur in geringem Grade verknöchert (niemals sind verknöcherte Zentren vorhanden) und ebenso sind auch die Rippen

unverknöchert gewesen. Der Operkularapparat ist wohl ausgebildet. Die letzten Vertreter dieser Familie, aus der viele andere, vielleicht alle übrigen Actinopterygier hervorgegangen sind, kennt man aus der unteren Kreide Belgiens.

Den schlankkörperigen Palaeonisciden schließen sich die hochkörperigen Platysomiden an, die einen ausgestorbenen Seitenzweig bilden. Man kennt diese Familie nur aus dem Karbon und Perm; ein Vertreter derselben ist Cheirodus (Fig. 541) aus der Steinkohlenformation Schottlands, bei dem die Ventralflossen infolge Funktionslosswerdens verloren gegangen sind.

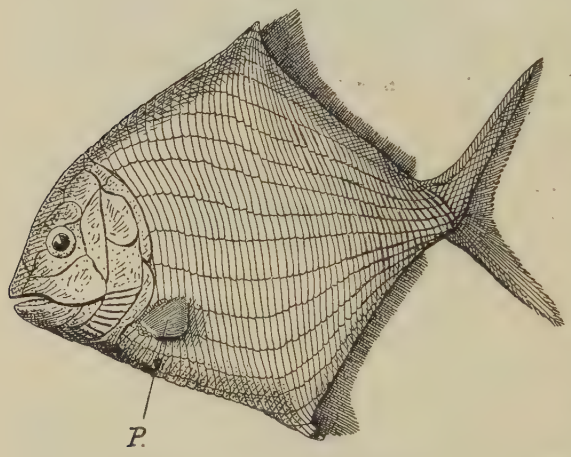


Fig. 541. Rekonstruktion von Cheirodus granulosus Young, aus dem Karbon Englands, in etwa $^1/_3$ der nat. Gr. (Nach *R. H. Traquair.*) *P* = Pectoralis (Brustflosse). Die Ventralen (Bauchflossen) fehlen.

Dagegen haben sich die Belonorhynchiden (Trias und Juraformation) zu Typen entwickelt, die eine hechtartige Körperform erhalten haben, was für eine räuberische, schnellschwimmende Lebensweise spricht (Fig. 542).

Auf tiefer Entwicklungsstufe sind die noch heute lebenden Störe (Acipenseridae) und Löffelstöre (Polyodontidae) stehengeblieben; obzwar die ältesten Reste dieser beiden Familien erst aus dem Eozän bekannt sind, so muß doch ihre Entstehung viel weiter, wahrscheinlich noch bis in das Karbon, wenn nicht noch weiter zurückreichen. An sie reiht sich die erloschene Gruppe der Chondrosteidae (Lias) an, die wahrscheinlich auf Palaeonisciden zurückgeht.

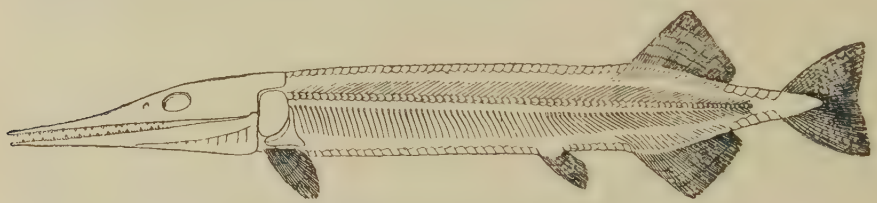


Fig. 542. Belonorhynchus gigas A. Sm. Woodw.
Verkleinerte Rekonstruktion von A. Smith Woodward. Obertrias (?), Hawkesburyformation; NS-Wales.

Von den Palaeonisciden scheint weiter die Gruppe der Semionotiden ihren Ursprung genommen zu haben, die zuerst im Perm Englands auftritt und sich in der Trias und im Jura zu hoher Blüte entfaltet hat. Anfangs spindelförmig gestaltet, nimmt ihr Körper rasch eine hochrückige Gestalt an, eine Folge der verminderten Bewegungsfreiheit der Tiere, die sich mehr und mehr an das Leben im Bereiche der Korallenriffe angepaßt haben, wie ihr durophages Gebiß beweist. Zu den bekanntesten Formen gehört die Gattung Lepidotus (Fig. 543), die zuerst in der oberen Trias erscheint, im Jura sehr häufig wird und

in der Kreide wieder verschwindet. Eine extrem hochkörperige Gattung ist Dapedius (Fig. 544) aus dem Lias.

Von den Semionotiden sind wahrscheinlich die hochkörperigen Pycnodontiden abgezweigt, bei denen die Schuppen im Laufe der Stammesgeschichte bis auf die spindelförmigen Basalteile reduziert sind, mit denen sie untereinander zusammenhängen. Bei der aus der Trias bis zur Unterkreide bekannten Gattung Mesodon (Fig. 545) sind

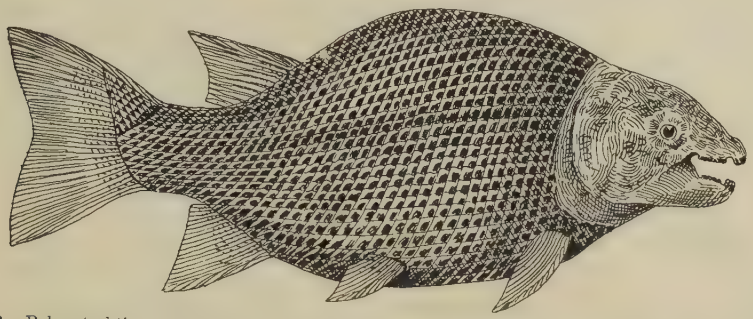


Fig. 543. Rekonstruktion von Lepidotus palliatus Ag., aus dem Tithon von Langenaltheim in Bayern, 1,80 cm lang. Das Gebiß besteht aus halbkugeligen Pflasterzähnen. Zu beachten ist der abweichende Verlauf der Schuppenreihen in der Schwanzregion. (Nach *O. Abel.*)

die Schuppen nur mehr in der Vorderregion des Bauches vollständig erhalten, auf den Körperflanken und am Rücken dagegen bis auf die Spindeln reduziert, in der Schwanzregion aber gänzlich verloren gegangen.

Von den Palaeonisciden ist ferner die Familie der Pholidophoriden abzuleiten, und zwar sind die Ahnenformen dieser Familie in hochkörperigen Typen zu suchen, wie sie durch den kleinen Cleithrolepis

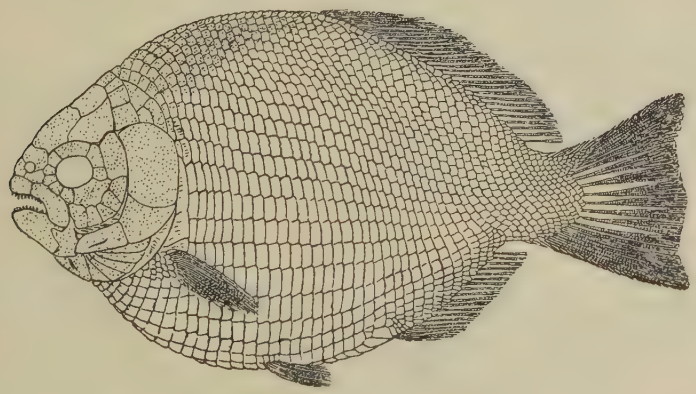


Fig. 544. Rekonstruktion von Dapedius politus aus dem unteren Lias Englands, in ¼ nat. Gr. (Nach *A. S. Woodward.*)

(Fig. 546) repräsentiert werden. Beispiele von Pholidophoriden aus der Trias sind der kleine Pholidopleurus (Fig. 547) und der zu einem Flugfisch gewordene Thoracopterus (Fig. 548). Mit den Pholidophoriden scheinen die durch die Gattung Aspidorhynchus (Fig. 549, aus dem Jura Europas) vertretenen Aspidorhynchiden verwandt zu sein.

Als primitivere Familien der Actinopterygier sind noch die Amiiden und Lepidosteiden (Fig. 535, 536) zu nennen, die beide durch noch lebende

Gattungen (Amia und Lepidosteus) vertreten sind. Ihnen schließt sich das seit der Juraformation zu hoher Blüte ansteigende Heer der übrigen Knochenfische an, die früher als die Gruppe der „Teleostei" den „Ganoidei" gegenübergestellt worden sind, eine Scheidung, die mit Rücksicht auf die zahlreichen Fäden, die diese beiden Gruppen verknüpfen, durchaus unnatürlich ist. Die Mehrzahl der jüngeren Knochenfische lebt im Meere, aber auch im Süßwasser aller Erdteile ist eine große Zahl von Arten der verschiedensten Familien vorhanden. Bei den jüngeren Actinopterygiern haben verschiedene Stämme in manchen Organisationsmerkmalen parallele Wege eingeschlagen, so z. B. in der Verknöcherung der Wirbelsäule und in der Spezialisation der Schwimmblase, die ursprünglich mit der Mundhöhle in Verbindung stand („Physostomi"), bei verschiedenen Familien aber verschlossen wurde („Physoclisti"). Eine Scheidung der jüngeren Knochenfische in zwei systematische Gruppen mit Rücksicht auf diesen verschiedenen Spezialisationszustand der Schwimmblase ist, da es sich hier um parallel erworbene Spezialisationen handelt, unhaltbar. Die verschiedenen fossilen Reste der jüngeren Knochenfische aus der Kreide, dem Tertiär und Quartär geben uns über die Geschichte der einzelnen Familien nur geringen Aufschluß.

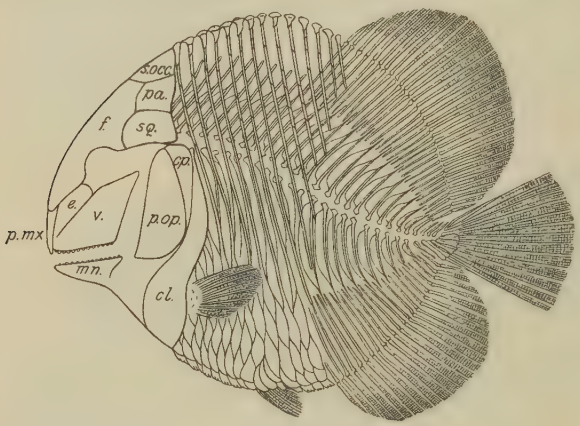


Fig. 545. Rekonstruktion von Mesodon bernissartensis Traqu., aus der Unterkreide (Wealden) von Bernissart in Belgien, in $^3/_5$ nat. Gr. Hintere Hälfte des Rumpfes schuppenlos, vordere im unteren Abschnitt mit Schuppen, im oberen nur mit den Basalleisten derselben („Hautrippen") gepanzert. *cl.* = Clavicula, *op.* = Operculum, *e.* = Ethmoideum, *f* = „Frontale" (am Unterrande mit dem Ausschnitt für die Augenhöhle), *mn.* = Mandibula, *pa.* = „Parietale", *p.mx.* = „Prämaxillare", *p.op.* = „Praeoperculum", *s.occ.* = „Supraoccipitale", *sq.* = Pteroticum, *v.* = „Vomer". (Nach *R. H. Traquair.*)

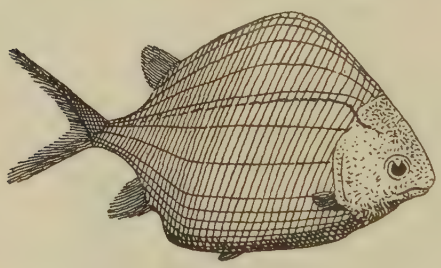


Fig. 546.

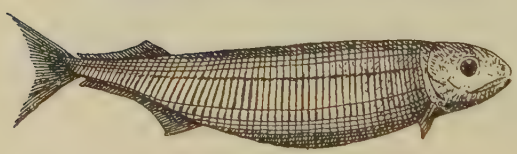


Fig. 547.

Fig. 546. Rekonstruktion von Cleithrolepis minor Broom, aus der Trias der Kapkolonie, in nat. Gr. Fig. 547. Rekonstruktion von Pholidopleurus typus Bronn, aus der Trias Kärntens, in nat. Gr.

Zweite Klasse: Amphibia.

Unter den vierfüßigen Wirbeltieren nehmen die Amphibien oder Lurche die tiefste Stellung ein. Die lebenden Ausläufer dieser Klasse, die wir unter den systematischen Gruppen der Gymnophionen (Blind-

wühlen), Urodelen (Schwanzlurche) und Anuren (Froschlurche) zusammenfassen, kommen jedoch unter keinen Umständen als Ahnenformen der Reptilien und somit auch der Vögel und Säugetiere in Betracht. Die Stammgruppe der Amphibien, aus der sich einerseits die drei genannten, noch heute lebenden Stämme, andererseits die Reptilien entwickelt haben, wird von den Stegocephalen gebildet. Zwischen den primitiveren Vertretern der Stegocephalen und den primitivsten Rep-

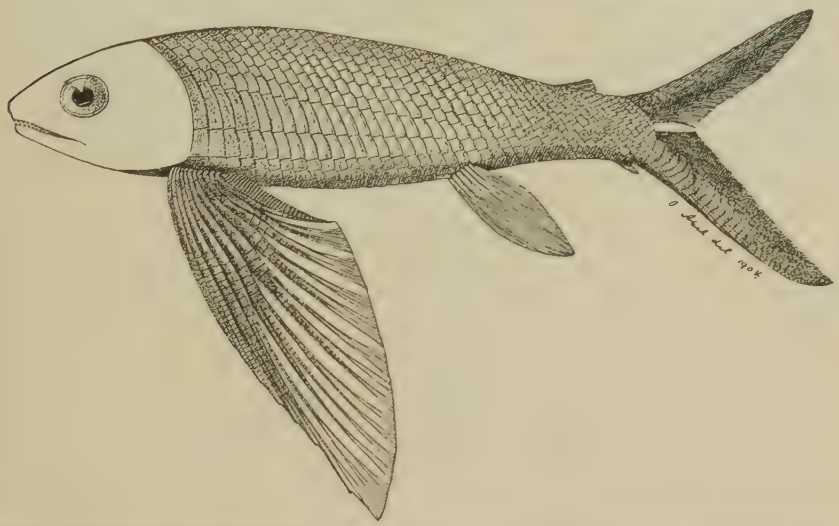


Fig. 548. Thoracopterus Niederristi Bronn. Fossiler Flugfisch, Fam. Pholidophoridae. Obertrias, Raiblerschichten; Raibl und Lunz, Österreich. (Rekonstruktion in nat. Gr. von *O. Abel.*)

tilien (Cotylosauriern) bestehen überhaupt so geringe Unterschiede, daß die Grenzlinie zwischen beiden Gruppen eine rein künstliche ist. Dagegen klafft zwischen den Stegocephalen und den Fischen noch immer eine große, bisher noch nicht durch fossile Formen ausgefüllte Lücke; wir können einstweilen nur feststellen, daß die Stegocephalen am nächsten mit den Crossopterygiern verwandt sind, ohne daß wir jedoch eine bestimmte Gruppe unter den letzteren als die Ahnengruppe der Stegocephalen zu bezeichnen vermöchten.

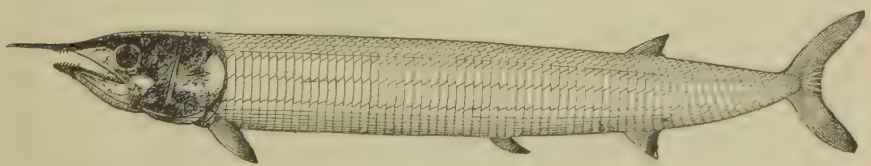


Fig. 549. Asphidorhynchus acutirostris Ag. Rekonstruktion von P. Aßmann, 1/4 nat. Gr. Oberster Jura, lithographischer Schiefer; Solnhofen, Bayern.

Die drei Hauptgruppen der lebenden Amphibien, die man als Unterklassen unterscheiden kann: 1. die Gymnophiona mit der Familie der Coeciliiden (Blindwühlen), 2. die Urodela mit den Familien der Amphiumiden (Fischmolche), der Salamandriden (Molche), der Proteiden (Olme) und der Sireniden (Armmolche) und 3. die Anura (Frösche) mit den beiden Unterabteilungen der Aglossa und der Phaneroglossa wurzeln sämtlich in der „Ahnengruppe" der Stegocephalen. Schon innerhalb derselben können wir die Spaltung in die verschiedenen

Stammeslinien angedeutet finden, die durch den verschiedenen Aufbau der Wirbelkörper gekennzeichnet sind. Der häufigste Typus der Wirbelkörperbildung bei den Stegocephalen ist der „rhachitome" (vgl. S. 320), bei dem die vier Paare von Bogenelementen in getrenntem Zustande verharren. Von diesem ist der „stereospondyle" Typus abzuleiten, bei dem es zu der Bildung eines einheitlichen Wirbelkörpers durch Verschmelzung der Basidorsalia und der Basiventralia kommt, während die Interdorsalia und die Interventralia (Pleurocentra) verkümmert oder verloren gegangen sind. Der dritte Typus der Wirbelbildung ist der „embolomere", bei dem sich ein Doppelwirbel ausbildet, indem sowohl das Hypozentrum, als auch das Pleurozentrum zu scheibenförmigen Körpern auswachsen, die hintereinanderliegen, so daß an Stelle eines Wirbelkörpers deren zwei auftreten. Dieser Wirbeltypus kommt, wenn auch sehr selten, auch bei einzelnen Fischen (z. B. Amia) vor und ist in beiden Fällen unabhängig entstanden.

Der vierte Wirbeltypus der Stegocephalen ist der „pseudozentrale". Bei ihm wird die Hauptmasse des Wirbelkörpers von den Basidorsalia gebildet, neben denen aber auch noch die Basiventralia entwickelt sind, während die beiden hinteren Bogenpaare (Pleuro-

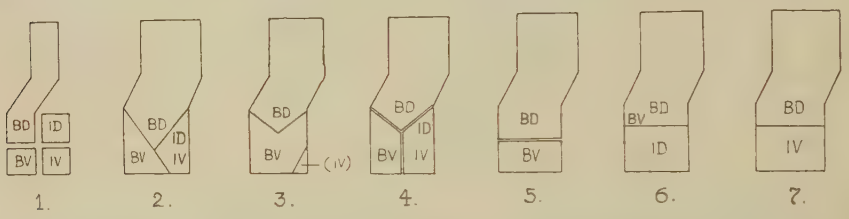


Fig. 550. Schematische Darstellung der sieben verschiedenen Haupttypen des Wirbelaufbaues der Tetrapoden: die Elemente eines Wirbels von der linken Seite gesehen. (Originalzeichnung.) *BD* = Basidorsale, *BV* = Basiventrale, *ID* = Interdorsale, *IV* = Interventrale. — 1. Schema des rhachitomen Typus, 2. vorgeschrittener rhachitomer Typus, 3. stereospondyler, 4. embolomerer, 5. pseudozentraler, 6. notozentraler, 7. gastrozentraler Wirbeltypus.

zentren) von der Bildung des knöchernen Wirbelkörpers ausgeschlossen sind und den Intervertebralknorpel bilden. Dieser Typus setzt sich bei den Urodelen fort, die somit bis weit zurück in den Kreis der Stegocephalen verfolgt werden können.

Der fünfte Wirbeltypus wird durch den Wirbelaufbau gekennzeichnet, den wir bei den Fröschen antreffen. Hier wird das Hypozentrum (die Basiventralia) rudimentär oder geht gänzlich verloren, so daß der Wirbelkörper im letzteren Falle allein aus Interdorsalia besteht. Dieser Typus ist als der „notozentrale" zu unterscheiden. Im Kreise der Stegocephalen ist dieser Wirbeltypus bis jetzt nicht beobachtet worden, obwohl es keinem Zweifel unterliegen kann, daß die Anuren oder Frösche in ihm ebenso wurzeln wie die übrigen Gruppen der jüngeren Amphibien.

Der sechste Wirbeltypus ist der „gastrozentrale". Er ist dadurch gekennzeichnet, daß bei ihm der Wirbelkörper der Hauptmasse nach aus den Interventralia besteht, während die Basiventralia (Hypozentrum) vom Aufbau des Zentrums ausgeschlossen sind und nur bei den primitivsten Reptilien als ventrale Füllstücke, sonst aber nur in Gestalt von Hämapophysen (vgl. S. 319) in der Schwanzregion auftreten, wo sie auf der Unterseite der Wirbel zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Wirbelkörpern liegen. Unter den Stegocephalen sind bis jetzt

nur einige wenige Gattungen bekannt, die diesen Wirbelaufbau zeigen, aber alle Reptilien, Vögel und Säugetiere gehören diesem Typus an. Man hat in früherer Zeit ziemlich allgemein den rhachitomen Typus des Wirbelaufbaues als den Ausgangstypus für alle übrigen Wirbeltypen angesehen. Zuerst hat jedoch D. M. S. Watson (1912) darauf aufmerksam gemacht, daß die Stegocephalen der Steinkohlenformation, also die ältesten bekannten Formen, keinen rhachitomen, sondern einen embolomeren Wirbelbau besitzen und hat später (1919) ebenso wie S. W. Williston (1918) diese Tatsache dahin auszulegen versucht, daß nicht der rhachitome, sondern der embolomere Wirbeltypus den Ausgangstypus für alle übrigen Wirbeltypen der Tetrapoden bilden müsse. In der Permformation treten die ersten rhachitomen, in der Triasformation die ersten stereospondylen Wirbeltypen auf. Es scheint daher,

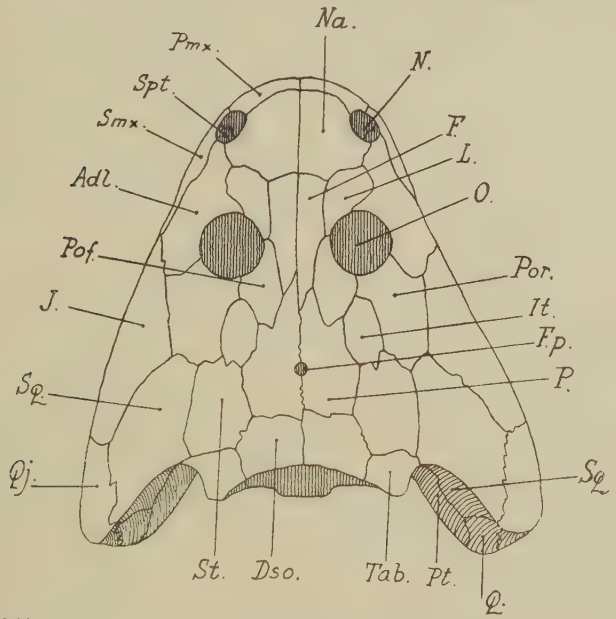


Fig. 551. Schädeldach von Trimerorhachis insignis Cope, aus dem Perm von Texas, von oben gesehen, in etwa $^2/_3$ d. nat. Gr. rekonstruiert. (Rek. unter Benützung der Abbildungen von *R. Broom*, *F. v. Huene* und *S. W. Williston*. Erklärung der Knochenbezeichnungen S. 360.

daß die aus vier Bogenelementen aufgebauten rhachitomen Wirbel (Fig. 550, 1) in genetischer Hinsicht nicht mit den analog aufgebauten Fischwirbeln (vgl. S. 318) homologisiert werden können, doch ist eine endgültige Entscheidung dieser für die Phylogenie der Wirbeltiere sehr wichtigen Frage erst nach der einstweilen noch ausstehenden eingehenden Veröffentlichung der noch im Zuge befindlichen Untersuchungen von D. M. S. Watson möglich.

Der Schädel der Stegocephalen ist bei den primitivsten Gattungen in eine aus sehr zahlreichen Deckknochen und einigen Knorpelknochen gebildete Kapsel eingeschlossen. Sorgfältige morphologische Vergleiche zwischen Reptilien und Stegocephalen haben uns in den Stand gesetzt, nicht nur fast alle Knochen des Reptilschädels bei den Stegocephalen wieder aufzufinden, sondern auch zu zeigen, daß außer diesen noch eine Anzahl weiterer, selbständiger Knochenelemente im Unterkiefer vorhanden war, die im Laufe der Stammesgeschichte durch Reduktion

oder Verschmelzung mit Nachbarknochen verschwunden sind oder ihre Selbständigkeit verloren haben. Seitdem wir über die Stammgruppe der Reptilien, die Cotylosaurier, genauer unterrichtet sind, wissen wir, daß alle wichtigen Elemente des Schädeldaches der Stegocephalen auch hier vorhanden sind, so daß keine scharfe Grenze in dieser Hinsicht besteht. Der einzige Gegensatz, der aber auch nicht zu hoch eingeschätzt werden darf, liegt darin, daß die Stegocephalen meist zwei Hinterhauptsgelenkhöcker, die Reptilien aber meist nur einen, in der Mittellinie gelegenen, besitzen. Die phylogenetische Bedeutung dieses Merkmales darf jedoch nicht überschätzt werden. Die Ausbildung eines einfachen oder doppelten Gelenkhöckers des Hinterhauptes ist eine Folge der verschiedenen Funktion dieses Gelenkes. Von den einhöckerigen Reptilien sind mehrmals, so einmal im Stamme der Säugetiere, und zum zweiten Male im Stamme der Theriodontier, Typen abgezweigt, bei denen der einfache Gelenkhöcker wieder verdoppelt wurde (S. 382). Je nach dem Grade der Anteilnahme des Basioccipitale an der Bildung des Condylus wird er entweder zu einem einfachen, wenn er sich zwischen den Exoccipitalien nach hinten ausdehnt, oder zu einem doppelten, wenn er sich gegen vorn zurückzieht. Ein grundlegender Unterschied zwischen Reptilien und Stegocephalen liegt in diesem Verhalten nicht. Trimerorhachis (Fig. 551) ist ein Beispiel für eine Stegocephalengattung mit einfachem Condylus[1]).

Ein zweiter Unterschied zwischen Amphibien und Reptilien liegt im Vorhandensein oder Fehlen eines Larvenstadiums mit Kiemenatmung. Auch dieser Unterschied kann nur als ein gradueller bewertet werden, denn die Reptilien haben zweifellos ein Vorfahrenstadium mit zuerst persistenter und dann nur auf das Jugendstadium beschränkter Kiemenatmung durchlaufen. Ob unter den rhachitomen Stegocephalen schon einige, zu den Reptilien hinüberführende Typen waren, die gleich nach dem Verlassen des Eies zur Lungenatmung übergingen, oder ob die Aufgabe des kiementragenden Larvenstadiums erst innerhalb des Kreises der Cotylosaurier erfolgte, darüber hat uns die Paläozoologie einstweilen keine Auskunft zu geben vermocht.

In der Bezahnung bilden die Stegocephalen eine Vorstufe der bei den Reptilien vorherrschenden Verhältnisse. In den einfachsten Fällen

[1]) **Erklärung der Abkürzungen zu den Abbildungen der Schädel fossiler Tetrapoden.**

A., Adl., Al., A. L. = Adlacrymale
Ang. = Angulare
Ar., Art. = Articulare
Bas. = Basisphenoid
Bo. = Basioccipitale
C., Co., = Condylus occipitalis
Ch., Cho., = Choane
Cpl. = Complementare
D., De. = Dentale
Dso. = Dermosupraoccipitale
E., Eo., Exo. = Exoccipitale
F., Fr. = Frontale
Fe. = Fenster in der Schädelwand
F. m. = Foramen magnum
F. p., Fo. pa. = Foramen parietale
I. p. = Interparietale (Fig. 571)
It. = Intertemporale (Fig. 551)
J., Ju. = Jugale
L., La. = Lacrymale
N. = Nasale bzw. Nasenöffnung
Na. = Nasenöffnung bzw. Nasale
O., Orb. = Orbita
Op. = Opisthoticum
o. Tg., o. T., O. T. = obere Temporalgrube
P., Pa. = Parietale
Pal. = Palatinum
Par. = Paroccipitale
Pb. = Postorbitale
Pf. = Postfrontale
Pl. = Palatinum
Pm., Pmx. = Praemaxillare
Po., Pob. = Postorbitale
Pof., Ptf. = Postfrontale
Por., Porb. = Postorbitale
Pr., Prae., Pr. Or. = Praeorbitalöffnung
Prf. = Lacrymale (Praefrontale autor.)
Psph. = Praesphenoid
Pt., Pte. = Pterygoid
Q. = Quadratum
Qj. = Quadratojugale
S. = Squamosum
Sa., Sang. = Supraangulare
Sc. = Sklerotikalring
Sm., Smx. = Supramaxillare
So. = Supraoccipitale
Sp., Spt. = Septomaxillare
Spl. = Spleniale
Sq. = Squamosum
St. = Supratemporale
T., Tg. = Temporalgrube (i. A.)
Tab., Tb. = Tabulare
Tr. = Transversum
u. T. g., u. T. = untere Temporalgrube
Vo. = Vomer

sitzt der Zahn dem Kiefersockel auf und ist mit ihm verwachsen (akrodonter Zahntypus); oder er ist am etwas erhöhten Innenrande des Kiefers mit der Außenseite seiner Wurzel befestigt, während die Innenseite der Wurzel freiliegt (pleurodonter Zahntypus); oder der Zahn sitzt in einer seichten Grube oder zusammen mit den Nachbarzähnen in einer seichten Rinne, wobei der Zahnsockel mit dem Knochen verwächst (protothekodonter Zahntypus). Erst bei den Reptilien tritt die Einpflanzung der Zähne in getrennte Alveolen auf (thekodonter Zahntypus), die sich dann weiter auf die Säugetiere vererbt.

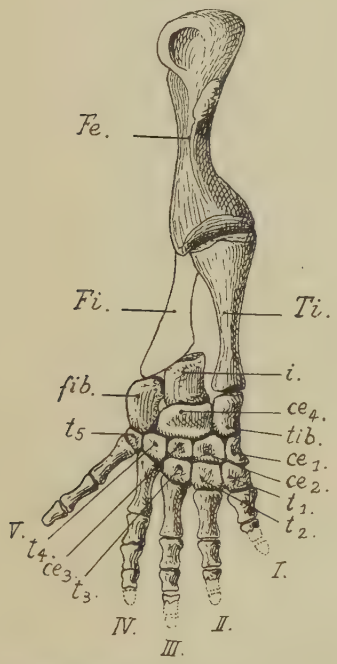


Fig. 552. Linker Hinterfuß von Trematops Milleri Will., aus dem Perm von Texas, von der Palmarseite gesehen. (Nach *S. W. Williston.*) *Fe* = Femur, *Fi* = Fibula, *Ti.* = Tibia, *fib.* = Fibulare, *i* = Intermedium, *tib.* = Tibiale, $ce_1.ce_2.ce_3.ce_4$. = Zentrale I bis Zentrale IV, $t_1.t_2.t_3.t_4t_5$. = Tarsale I bis Tarsale V, *I.—V.* = erster bis fünfter Zehenstrahl.

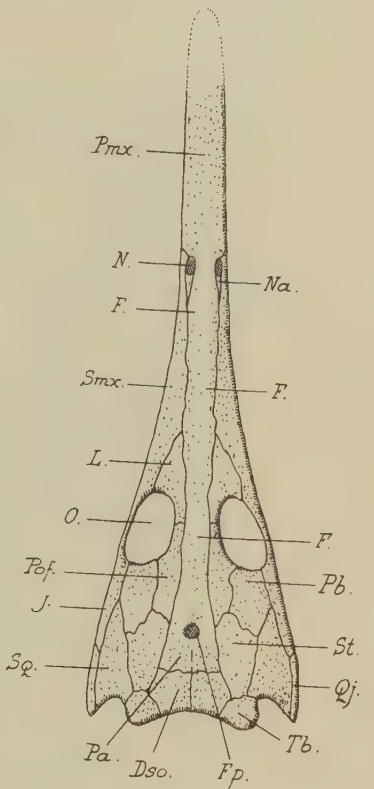


Fig. 553. Rekonstruktion des Schädeldaches von Lonchorhynchus Öbergi Wim., aus der Trias Spitzbergens. $^3/_8$ nat. Gr. — Erklärung der Knochenbezeichnungen S. 360. (Nach *C. Wiman*, zum Teil abgeändert.)

Die Gliedmaßen sind bei den primitiven Stegocephalen bereits in die für die Tetrapoden bezeichnenden Hauptabschnitte (vgl. S. 330) geschieden. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Reptilien besteht darin, daß bei den Stegocephalen erst vier Finger ausgebildet waren und der erste (der Daumen) noch fehlte; er ist eine Neuerwerbung der Reptilien. Er fehlt auch heute noch bei den Molchen, tritt aber bei den Fröschen in Gestalt einer werdenden Bildung (eines „Oriments") auf. Zuweilen besteht der Carpus der Stegocephalen aus einer sehr großen Zahl von Elementen (elf im Carpus von Eryops megacephalus aus dem Perm von Texas). Im Hinterfuß kann gleichfalls die Zahl der Wurzelelemente eine große sein (zwölf Tarsalknochen bei Trematops aus dem Perm von Texas, Fig. 552). Die vierte Zehe und der vierte

Finger sind in der Regel länger als die übrigen und tragen die meisten Phalangen. Dieser Gliedmaßentypus, den wir bei den Eidechsen noch heute in voller Reinheit erhalten haben und der sich von den Stegocephalen auf die Reptilien weiter vererbt hat, ist ausschließlich durch das Schieblaufen bedingt, das von der Schreitbewegung, die bei verschiedenen Reptilstämmen, den Vögeln und den Säugetieren einsetzt, physiologisch durchaus verschieden ist. Die Dreizahl der Phalangen in Hand und Fuß der meisten Säugetiere (mit Ausnahme der Zweizahl im Daumen und der Großzehe) ist eine sekundäre Spezialisation (vgl. S. 358 und 376).

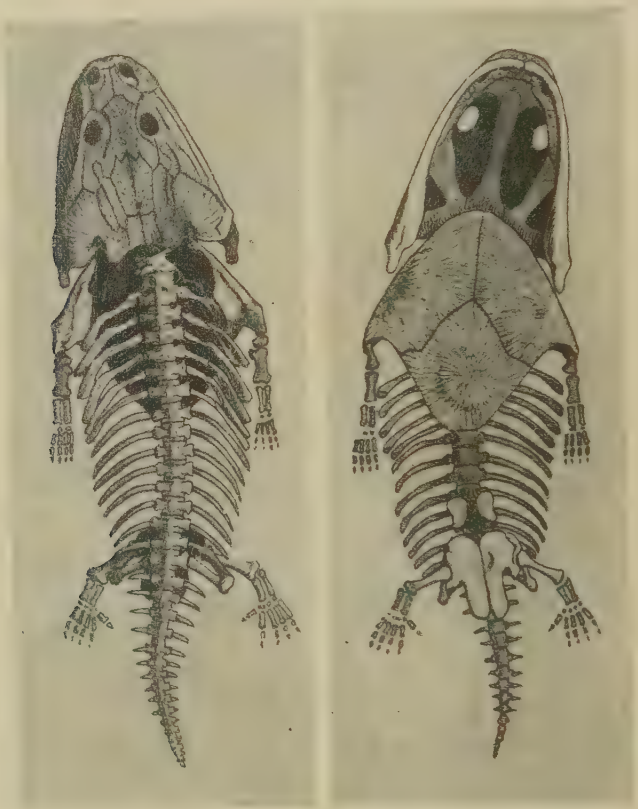


Fig. 554. Rekonstruktion des Skelettes von Metopias diagnosticus H. v. Meyer, aus dem Keuper Württembergs; Schädellänge 45 cm. Links: Dorsalansicht. — Rechts: Ventralansicht. Zu beachten ist die Kleinheit der Gliedmaßen, die Kürze des Schwanzes, die enorme Ausbildung des Schultergürtels im Vergleiche zu der schwachen Ausbildung des Beckens und die Vierfingerigkeit der Hand. (Nach *E. Fraas.*) (Die Darstellung des Beckens ist unrichtig und bedarf einer neuerlichen Rekonstruktion.)

Die Amphibien sind heute entweder Süßwasser- oder Landbewohner und verbringen nur das Larvenstadium größtenteils im Wasser. Heute leben keine marinen Amphibien, aber einige aus der Trias Spitzbergens in den letzten Jahren bekannt gewordenen Formen (z. B. Lonchorhynchus, Fig. 553) scheinen sich im erwachsenen Zustande im Meere aufgehalten zu haben. Bei den größten Vertretern der Amphibien, die bis jetzt bekannt sind, den Labyrinthodontiden, unter denen Mastodonsaurus (obere Trias Deutschlands) eine Schädellänge von 1 m erreichte, und die z. B. durch Metopias (Fig. 554) gekennzeichnet werden, war das Schädeldach von tiefen Schleimkanälen durchzogen, die wahrscheinlich

die Aufgabe hatten, die Körperoberfläche schleimig zu erhalten und ein Austrocknen derselben zu verhindern.

Einige Beispiele fossiler Amphibien. 1. Trimerorhachis (Fam. Trimerorchachidae, Ordnung: Rhachitomi). Schädel (Fig. 551) flach, Schädeldach ohne Schläfendurchbrüche oder Temporalgruben („stegaler Schädeltypus"), Condylus occipitalis einfach wie bei den Rep-

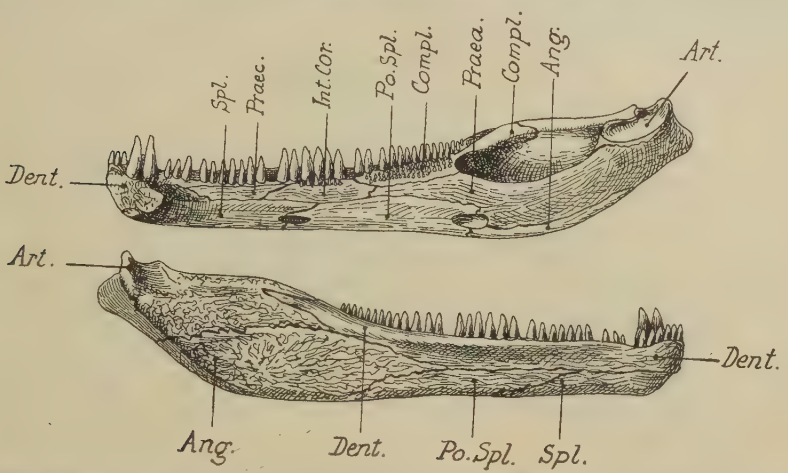


Fig. 555. Rechter Unterkieferast von Trimerorhachis Alleni Case, aus dem Perm von Texas, in $^1/_3$ nat. Gr.; oben: Innenansicht, unten: Außenansicht. (Nach *S. W. Williston.*) *Ang.* = Angulare, *Art.* = Articulare, *Compl.* = Complementare, *Dent.* = Dentale, *Int.Cor.* = Intercoronoid, *Praea.* = Praearticulare, *Praec.* = Praecoronoid, *PoSpl.* = Postspleniale, *Spl.* = Spleniale.

tilien und in dieser Hinsicht nicht von den Cotylosauriern verschieden. Die Untersuchung des Condylus zeigt, daß er aus der Vereinigung zweier Condylen hervorgegangen ist. Mit den Cotylosauriern steht Trimerorhachis in engem Zusammenhang, da auch bei diesen alle Wirbel freie Hypozentren besitzen. Andererseits sind die Trimerorhachiden wieder so enge mit den Stegocephalen verknüpft, daß wir es in dieser Gattung

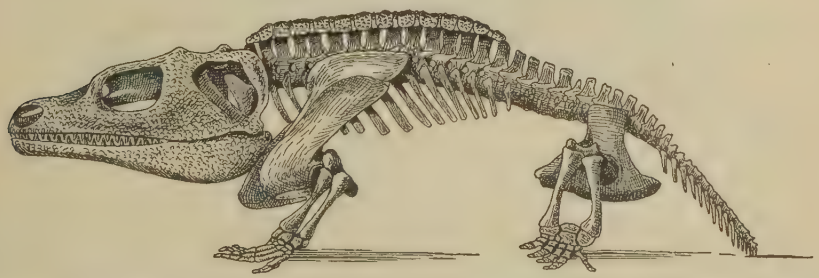


Fig. 556. Rekonstruktion von Cacops aspidephorus Will., aus dem Perm von Texas, in ungefähr $^1/_5$ nat. Gr. (Nach *S. W. Williston*; Stellung der Gliedmaßen abgeändert.)

mit einem ausgesprochenen Übergangsglied zwischen Amphibien und Reptilien zu tun haben. Die Grenze zwischen Stegocephalen und Reptilien ist, wie ein Vergleich der Trimerorhachiden mit den Cotylosauriern lehrt, rein willkürlich. Der Unterkiefer umfaßt zahlreiche Elemente (Fig. 555). Das Vorhandensein eines ungewöhnlich großen Hyoids (Epibranchiale?) scheint in Verbindung mit dem rudimentären Zustand des Beckens dafür zu sprechen, daß das Tier ein noch im erwachsenen

Zustand kiementragendes Amphibium („perennibranchiat") war, so daß diese Eigentümlichkeit die Zuweisung von Trimerorhachis in den Kreis der Stegocephalen rechtfertigt.

2. Cacops (Fam. Dissorophidae, Ordnung: Rhachitomi). Eine plumpe, kurzgeschwänzte Form, bei der eine „Pseudotemporalgrube" auftritt, die nicht mit den Schläfendurchbrüchen der höher spezialisierten Reptilien verglichen werden darf, da sie durch den sekundären Abschluß der Ohrgrube entstanden ist, die sich bei anderen Stegocephalen als ein von der Schädelhinterwand gegen vorn in das Schädeldach einspringender Schlitz vorfindet, der nichts mit den Temporalgruben der Reptilien zu tun hat. Hals- und Rückenwirbel tragen je ein Paar Knochenschilder, von denen das vordere glatt, das hintere skulpturiert ist. Die etwa 50 cm langen Tiere scheinen terrestrische Grabtiere gewesen zu sein; man kennt sie bisher nur aus dem Perm von Texas (Fig. 556).

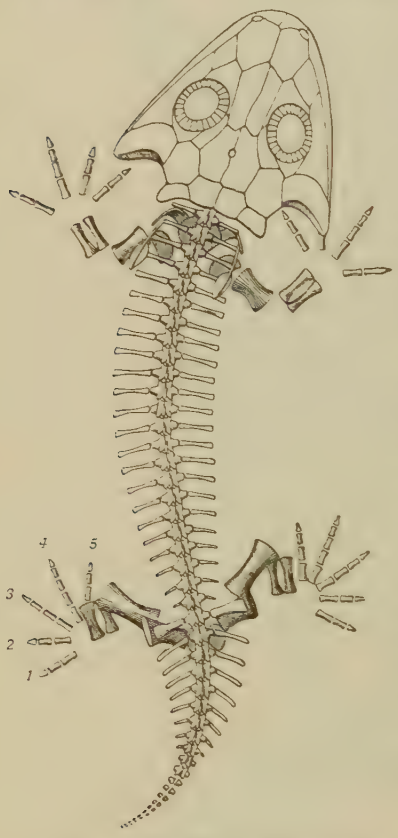


Fig. 557. Rekonstruktion von Pelosaurus laticeps Credner, aus dem Perm Sachsens. (Nach *H. Credner*.)

3. Metopias (Fam. Labyrinthodontidae, Ordnung: Rhachitomi). Die durch Metopias vertretene Familie umfaßt eine große Zahl von Gattungen, die zu den letzten Vertretern der Stegocephalen gehören und bis zur oberen Grenze der Triasformation lebten, in welcher Zeit sie zum Teil zu Riesenformen auswuchsen. Die Gliedmaßen des plumpen Körpers waren auffallend klein, der Schädel flach und groß und von tiefen Schleimkanälen durchzogen. Der Brustgürtel ist sehr kräftig und besteht aus großen, skulpturierten Knochenplatten; in der Mitte liegt die unpaarige, rhombische Interclavicula, der sich seitlich die großen Claviculae anschließen (Fig. 554, rechts). Auf der Unterseite des Schädels trennt das mediane Parasphenoid die beiden großen Gaumengruben (Fenestrae palatinales), die von den weiter hinten und außen gelegenen Gaumenschläfengruben (Fenestrae basitemporales) durch das Palatoquadratum getrennt werden. Die Hand ist vierfingerig, der Fuß fünfzehig. Obere Trias Württembergs.

4. Pelosaurus (Fam. Branchiosauridae, Ordnung: Phyllospondyli). Kleine, salamanderförmige Type mit kurzem Schwanz, breitem und flachem Schädel und vierfingerigen und fünfzehigen Gliedmaßen. Die Larven besitzen Kiemenbögen, die erwachsenen Tiere nicht. Carpus und Tarsus knorpelig und daher nicht erhalten. Perm Deutschlands (Fig. 557).

5. Diplocaulus (Fam. Ceraterpetontidae, Ordnung: Pseudocentrophori). Diese hochspezialisierte Gattung aus dem Perm Nord-

amerikas besitzt einen sehr breiten, an den Ecken stark ausgezogenen Schädel mit kleinen, auf der Oberseite des Schädeldaches gelegenen Augenhöhlen. Die beiden Unterkiefergelenke liegen weit vor der durch die beiden Condylen gezogenen Transversallinie. Vor dem Unterkiefergelenk liegt eine Grube für die Adduktoren (Schließmuskeln), hinter demselben eine Grube für die Abduktoren (Öffnermuskeln) des Unterkiefers. Die Wirbelsäule war lang und bestand aus relativ schwachen

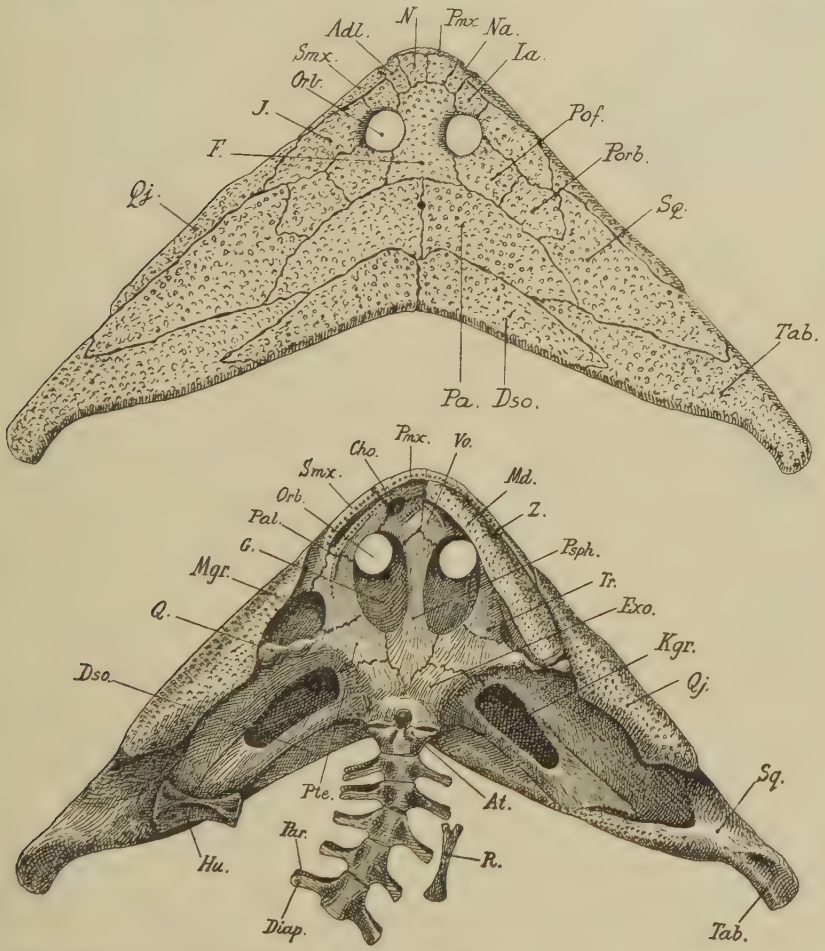


Fig. 558. Oberansicht und Unteransicht des Schädels von Diplocaulus magnicornis Cope, aus dem Perm von Texas, in $^3/_{10}$ nat. Gr. (Auf Grundlage einer Abbildung von *S. W. Williston*, teilweise abgeändert.) *At.* = Atlas, *Diap.* = Parapophyse, *G.* = Gaumengrube, *Hu.* = Humerus, *Md.* = Unterkiefer, *Mgr.* = Muskelgrube für den Heber des Unterkiefers (Musculus adductor mandibulae), *Kgr.* = Muskelgrube für den Senker des Unterkiefers (Musculus retractor mandibulae), *Par.* = Diapophyse, *R.* = Rippe, *Z.* = Zahnreihe des Oberkiefers. — (Die Erklärung der übrigen Bezeichnungen siehe S. 360.)

Wirbeln. Die Gliedmaßen sind stark reduziert gewesen, die Hinterbeine mehr als die Arme (Fig. 558).

6. Dolichosoma (Fam. Phlegethontiidae, Ordnung: Pseudocentrophori). Unter den Stegocephalen sind einige Formenreihen schlangenähnlich geworden, indem sie einen drehrunden, blindwühlenähnlichen, stark verlängerten Körper erhalten und die Gliedmaßen verloren haben. Die Wirbel sind durch die Ausbildung von Infrazygapo-

physen (vgl. S. 324) auf der Unterseite der Wirbelkörper, bei der nahe verwandten Gattung Phlegethontia auch durch die akzessorischen Wirbelgelenke, die man als Hyposphen und Hypantrum (vgl. S. 324) bezeichnet, bedeutend fester als bei den tetrapoden Stegocephalen verbunden. Der lange und schlanke Körper umfaßt ungefähr 150 Wirbel. Phlegethontia ist aus dem Oberkarbon von Ohio, Dolichosoma (Fig. 559) aus dem Oberkarbon Böhmens bekannt.

Fig. 559. Dolichosoma longissimum Fritsch, aus der Gaskohle (oberes Karbon) von Nürschan in Böhmen. Körperlänge etwa 1 m. (Nach *A. Fritsch.*)

7. Microbrachis (Fam. Microbrachidae, Ordnung: Gastrocentrophori). Eine kleine, in der allgemeinen Körperform an den lebenden Aalmolch (Amphiuma) erinnernde Form mit sehr kurzem Schwanz und verkümmerten Gliedmaßen; die Arme sind stärker reduziert als die Hinterbeine. Das Tier ist wahrscheinlich ein Schlammwühler gewesen. Oberkarbon Böhmens (Fig. 560).

Fig. 560. Rekonstruktion eines Stegocephalen mit verkümmerten Gliedmaßen, Microbrachis Pelikani Fr., aus der oberkarbonen Gaskohle von Nürschan (Böhmen). (¾ nat. Gr.)

8. Lysorophus (Fam. Paterosauridae, Unterklasse: Urodela). Während die bisher besprochenen sieben Typen dem Kreise der Stegocephalen zuzurechnen sind, muß die Gattung Lysorophus mit Rücksicht auf die bereits weitgehenden Reduktionen der Schädeldachknochen (Fig. 561) und den vereinfachten Bau des ganzen Schädels als ein Glied der Urodelen angesehen werden. Das Parietalforamen ist verloren gegangen, die Quadratojugalia, Jugalia, Postfrontalia, Adlacrymalia und Tabularia, die für den Stegocephalenschädel bezeichnend sind, sind entweder gleichfalls verschwunden oder mit den Nachbarknochen verschmolzen; ferner ist statt der beiden Dermosupraoccipitalia (Hautknochen) ein unpaariges, medianes Supraoccipitale ausgebildet (Knorpelknochen). Endlich sind vier Paare verknöcherte Branchialia vorhanden (Fig. 562), die dem Tiere seinen Platz unter den mit äußeren Kiemen ausgestatteten Amphibien anweisen, unter denen nur die Urodelen als jene Gruppe in Betracht kommen, der die Gattung Lysorophus zugewiesen werden kann. Besonders die Schläfengegend zeigt manche Übereinstimmungen mit den echten Salamandern. Damit ist bewiesen, daß die Urodelen eine

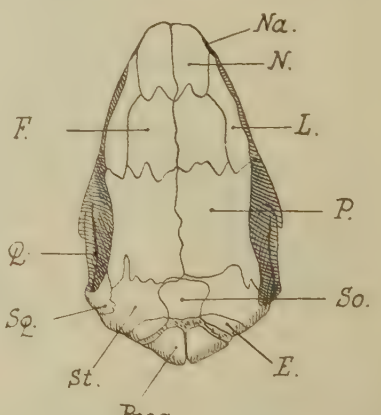


Fig. 561. Rekonstruktion des Schädeldaches des ältesten bis jetzt bekannten Urodelen, Lysorophus tricarinatus Cope, aus dem Perm Nordamerikas, 3mal vergr. (Nach Abbildungen von *S. W. Williston*, 1908, und *F. von Huene*, 1913; kombiniert.) *Proa.* = Proatlas. (Die Erklärung der übrigen Bezeichnungen S. 360.)

sehr alte, mindestens bis in das Perm zurückreichende Gruppe der Amphibien darstellen, die über die phyllospondylen Stegocephalen mit den die Ahnengruppe der Amphibien darstellenden rhachitomen Stegocephalen zusammenhängt. Perm von Nordamerika.

Die fossilen Molche und Salamander sowie die fossilen Frösche sind für die Stammesgeschichte der Urodelen und Anuren ohne weitere Bedeutung. Die ältesten Frösche kennt man aus dem oberen Jura Spaniens und Nordamerikas, doch ist die Entstehung der Frösche jedenfalls in eine viel weiter zurückliegende Zeit zu verlegen.

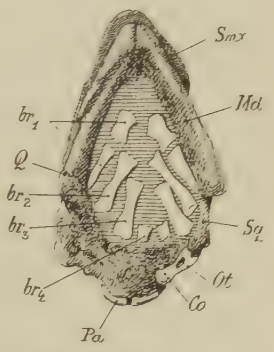


Fig. 562. Unteransicht eines Schädels von Lysorophus tricarinatus Cope (vgl. Fig. 561), in $^5/_3$ nat. Gr. (Nach *S. W. Williston*, umgezeichnet und etwas schematisiert.) br_1—br_4 = erster bis vierter Kiemenbogen, *Co.* = Condylus occipitalis, *Md.* = Unterkiefer, *Ot.* = Ohröffnung, *Pa.* = Proatlas, *Q.* = Quadratum, *Smx.* = Supramaxillare, *Sq.* = Squamosum.

Dritte Klasse: Reptilia.

Die ältesten Reptilien, die Cotylosaurier (die Stammgruppe der Reptilien) stehen den rhachitomen Stegocephalen (z. B. Trimerorhachis) so nahe, daß zwischen den Amphibien und Reptilien keine scharfe Grenze mehr besteht. Frühzeitig spalten sich jedoch die Reptilien in eine sehr große Zahl verschiedener Stämme, indem sie das träge Leben ihrer Vorfahren, das sich hauptsächlich in Süßwassersümpfen abgespielt zu haben scheint, mit einem beweglicheren Landleben vertauschten und von hier aus erst wieder auf verschiedenen Wegen und zu verschiedenen Zeiten der Erdgeschichte das Süßwasser und das Meer eroberten. Andere Stämme, die zum baumbewohnenden Leben übergegangen waren, entwickelten sich zu Flugtieren, und zwar sind es hier zunächst die Vögel, die von arborikolen Vorfahren abzweigten und sich zu einer sehr hohen Blüte aufschwangen, während ein zweiter und dritter Stamm, die man bisher meist unter dem Begriff der Flugsaurier zusammenzufassen pflegte, schon in der oberen Kreideformation erloschen. Wieder andere Stämme kehrten frühzeitiger als die wieder zu Lauftieren gewordenen Laufvögel zur rein terrestrischen Lebensweise zurück und entwickelten sich zu den Stämmen der Dinosaurier und Ornithischier. Eine andere Gruppe bildete sich zu schwerfälligen Panzertieren um, blieb zunächst an das Landleben gebunden und eroberte, bereits zu echten Schildkröten geworden, von hier aus die Sümpfe, Ufergewässer und schließlich das Meer. Ein anderer Stamm behielt mit wenigen Ausnahmen die terrestrische Lebensweise bis heute bei und bewahrte daher die durch das Schieblaufen bedingten Gliedmaßenformen und die allgemeine Körpergestalt der an dieselbe Lebensweise angepaßten Ahnen unter den Stegocephalen und den Cotylosaurieren und erreichte als der Stamm der Eidechsen eine hohe Blüte; von ihm sind wieder ein größerer und einige kleine Seitenäste abgezweigt, die das Wasserleben annahmen, und deren einer sich in der Kreideformation zu den Mosasauriern ausbildete, die jedoch den Anbruch der Tertiärzeit nicht mehr erlebt haben. Daneben liefen noch zahlreiche andere Stämme. Einer derselben entwickelte sich schon im Paläozoikum zu den Säugetieren, während eine nahe verwandte Gruppe, die Theriodontier, in vielen Merkmalen eine große Säugetierähnlichkeit erwarb, ohne sich jedoch zu Säugetieren umzubilden. Wiederholt sind von verschiedenen Stämmen aus

Seitenzweige abgegangen, die sich an das Wasserleben, namentlich an das Meeresleben angepaßt haben und dabei einander zum Teil sehr ähnlich geworden sind, zum anderen Teil aber divergente Entwicklungswege einschlugen.

So stellt sich der Kreis der Reptilien als ein außerordentlich vielgestaltiger dar. Nur mehr wenige Überreste des Reptilienstammes, dessen Blütezeit in das obere Paläozoikum, die Trias, den Jura und die Kreide fällt, sind noch am Leben, wie die Schildkröten, Eidechsen, Krokodile und als letzter Vertreter der Rhynchocephalen die neuseeländische Brückenechse (Hatteria oder Sphenodon), die wiederholt als ein „lebendes Fossil" bezeichnet worden ist. Nur die Säugetiere und Vögel bilden die noch in Blüte stehenden Ausläufer und Nachkommen des Reptilienstammes.

Die verschiedenartigen Lebensgewohnheiten der fossilen Reptilien, die durch die Eroberung zahlreicher für die Stegocephalen verschlossen gewesener Lebensgebiete bedingt sind, haben die Ausbildung einer reichen Formenfülle bewirkt, die uns in Gestalt der fossilen Reptilien in ungleich höherem Grade entgegentritt als in den lebenden Überresten des in der geologischen Vergangenheit so formenreich gewesenen Stammes. Die bei den einzelnen Anpassungstypen so überaus verschiedenen Bewegungsarten haben die Entstehung einer großen Zahl von Gliedmaßentypen zur Folge gehabt. Auch die Schädelform variiert bei den einzelnen Stämmen in weiten Grenzen; ursprünglich ohne Schläfendurchbrüche und „stegal" gebaut wie der Stegocephalenschädel, bilden sich schon frühzeitig in den einzelnen von den Cotylosauriern sich abspaltenden Stammesreihen infolge der geänderten Funktion der Schläfenmuskulatur Durchbrüche in der Schläfengegend aus, die „Temporalgruben" oder „Schläfengruben", richtiger Schläfenfenster genannt. Man hat früher dem Vorhandensein oder Fehlen dieser Schläfenfenster eine große Bedeutung in stammesgeschichtlicher Hinsicht zugeschrieben, die aber nur mit der Einschränkung gelten darf, daß diese Schläfenfenster auf ganz verschiedenen Wegen in verschiedenen Stämmen unabhängig erworben worden sind. Aus der verschiedenen Lage und osteologischen Zusammensetzung der die Schläfenfenster begrenzenden „Schläfenbrücken" geht die verschiedene, voneinander unabhängige Entstehung dieser Durchbrüche mit voller Klarheit hervor.

Im Vergleiche zu den vielgestaltigen Schädelformen der verschiedenen Anpassungstypen der Reptilien ist das Gebiß derselben verhältnismäßig einförmig geblieben und kann nicht im entferntesten einen Vergleich mit den in so hohem Grade differenzierten Zähnen der Säugetiere aushalten. Dies gilt nicht nur für die Raubreptilien, die die überwiegende Mehrzahl der fossilen Reptilien ausmachen, sondern auch für die pflanzenfressenden Formen. Während die Säugetiere der raschen Abnützung der Zähne durch eine schrittweise im Laufe der Stammesgeschichte sich steigernde Komplikation der Zahnkronen, wie durch Vergrößerung und Erhöhung der Krone, Einfaltung des Schmelzes, Ausbildung sekundärer Höcker, Zementablagerung zwischen den Tälern und in den Vertiefungen der Zahnkronen usw. zu begegnen suchen, wird diese wichtige Lebensfrage bei den Reptilien im Kreise der pflanzenfressenden Ornithischier in der Weise gelöst, daß eine sehr große Zahl von Zahngenerationen angelegt wird, die entweder gleichzeitig oder rasch nacheinander in Funktion treten, so daß die Zahl der bei einem dieser Reptilien (bei Trachodon) produ-

zierten Zähne in allen Kiefern den Betrag von 2072 Einzelzähnen mit Einrechnung aller Reserven in den Zahnmagazinen erreicht.

Die Zentren der Reptilienwirbel bestehen aus den Interventralia allein, während die Basiventralia (Hypozentrum, bei den Reptilien meist als Interzentrum bezeichnet) nur bei den primitivsten Gruppen (bei den Cotylosauriern, Pelycosauriern und Rhynchocephaliern) als selbständige Elemente im ganzen Bereiche der Wirbelsäule vorhanden sind; später sind die Hypozentren nur mehr als Hämapophysen in der Schwanzregion ausgebildet. Die Wirbelkörper sind bei den primitiven Reptilien tief amphicoel, d. h. sowohl an der Vorderfläche wie an der Hinterfläche ausgehöhlt; dieser Typus geht bei höher spezialisierten Formen in den procoelen über, bei dem die Wirbel an der Vorderfläche ausgehöhlt sind (z. B. höher spezialisierte Krokodile, Flugsaurier) oder der amphicoele Typus geht in den opisthocoelen über, bei dem die Hinterfläche des Wirbelkörpers ausgehöhlt ist (z. B. bei den Dinosauriern). Diese Umbildung der Wirbelkörper ist auf rein mechanische Ursachen (Bewegungsfreiheit der Wirbel und Verlegung des Körperschwerpunktes) zurückzuführen. Bei den Vögeln entstanden durch die geänderte Bewegungsart beim Gehen vertikal gestellte Sattelgelenke, während bei der Mehrzahl der Säugetiere die Wirbelkörper zylindrisch und nur z. B. die Halswirbel und vorderen Brustwirbel mancher Huftiere opisthocoel gestaltet sind.

1. Ordnung (Stammgruppe der Reptilien): Cotylosauria.

Unter dem Ordnungsbegriffe der Cotylosaurier fassen wir eine Reihe von Gattungen zusammen, die sich durch primitive Merkmale von den übrigen Reptilien unterscheiden und, da sie sich in allen Merkmalen enge an die Stegocephalen anschließen, soweit sie nicht bereits höhere, einseitige Spezialisationen erfahren haben, als die Stammgruppe der Reptilien angesehen werden müssen. Zu den wichtigsten Grundzügen ihres Baues gehört der „stegale“ (d. i. schläfenfensterlose) Schädel, dessen Knochen eine rauh skulpturierte Oberfläche besitzen und somit beweisen, daß sie nicht von Muskulatur, sondern nur von Haut überzogen waren. Die Elemente des knöchernen Schädels stimmen durchaus mit jenen der primitiven rhachitomen Stegocephalen (z. B. Trimerorhachis) überein. Die Wirbel sind meist tief amphicoel und zwischen den die Wirbelkörper bildenden Interventralia finden sich im Bereiche der ganzen Wirbelsäule Hypozentren eingeschaltet (= Basiventralia), wodurch die Annahme des engen Anschlusses an die rhachitomen Stegocephalen eine weitere Stütze erhält. Freilich können als Ahnenformen der Cotylosaurier nur die primitiveren, oberkarbonen und permischen Gattungen der rhachiotmen Stegocephalen in Betracht gezogen werden, da die Trennung der beiden Stämme voneinander wahrscheinlich schon in der oberen Steinkohlenformation erfolgt sein dürfte.

Von den übrigen Merkmalen sei erwähnt, daß ein Proatlas bei den Cotylosauriern nachgewiesen ist, daß sowohl Hand als Fuß fünfstrahlig sind, so daß der Daumen hier bereits zu den gefestigten Organisationsmerkmalen der Gruppe zählt, daß das Capitulum der zweiköpfigen Rippen nicht mit dem Interventrale, sondern mit dem Hypozentrum artikuliert, daß das Pubis und Ischium plattenförmig entwickelt sind, ohne daß sich mediane oder laterale Öffnungen im letzteren vorfinden,

während nur das Pubis stets vom Foramen obturatorium (Hüftloch) durchbrochen wird. Die Phalangenformel ist primitiv, d. h. die Phalangenzahlen betragen im ersten bis fünften Finger- bzw. Zehenstrahl 2, 3, 4, 5, 3 (4), so daß klar zu ersehen ist, daß die Cotylosaurier von schieblaufenden Vorfahren abstammen, bei denen der vierte Strahl in Hand und Fuß der längste und in funktioneller Hinsicht wichtigste ist.

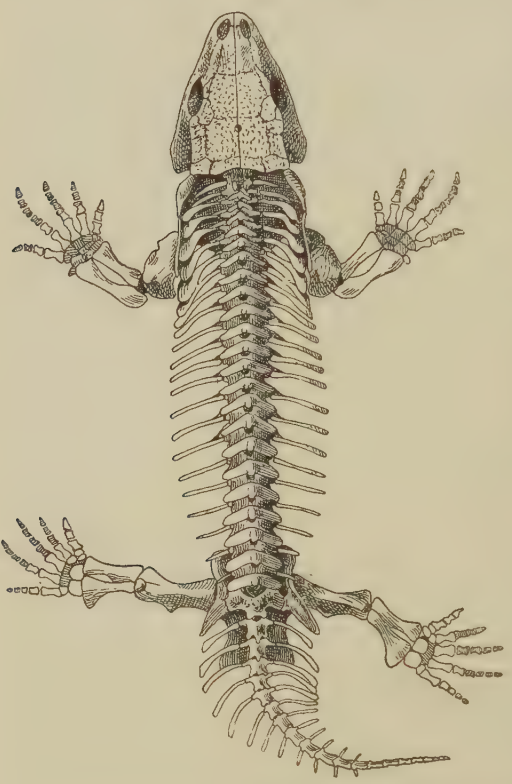


Fig. 563. Seymouria baylorensis Broili. — Perm von Texas. Ungefähr $^1/_5$ nat. Gr. (Nach *S. W. Williston.*)

Die ersten Cotylosaurier erscheinen in Ablagerungen der oberen Steinkohlenformation, sind aus dem Perm in zahlreichen Resten bekannt, lassen sich aber nicht mehr bis in die Trias hinauf verfolgen.

Beispiele von Cotylosauriern. 1. Seymouria (Fam. Seymouriidae). Die primitivste bisher bekannte Reptilientype. Ein terrestrisches, insektivores Tier, von etwa 50 cm Körperlänge, das in einem fast vollständigen Skelett (Fig. 563) im Perm von Clear Fork in Texas entdeckt wurde. Der Schwanz war kurz, ebenso die Gliedmaßen. Auffallend ist der an Stegocephalen erinnernde Ohrschlitz, der vom Hinterhaupt ziemlich weit nach vorn in das Schädeldach einspringt. An Stelle des unpaarigen Supraoccipitale der höher spezialisierten Reptilien sind hier noch paarige Dermosupraoccipitalia ausgebildet. Die Knochen der mittleren Region des Schädeldaches sind groß und vereinfacht.

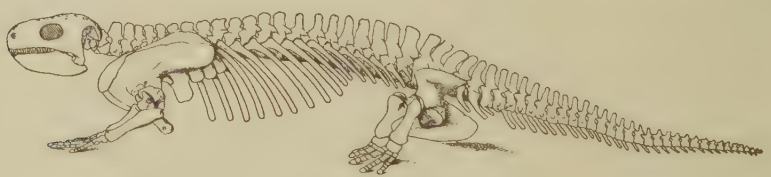


Fig. 564. Rekonstruktion des Skelettes von Diadectes phaseolinus Cope, aus dem Perm von Texas, in $^1/_{20}$ nat. Gr. (Nach *E. C. Case.*)

2. Limnoscelis (Fam. Limnoscelidae). Limnoscelis war ein langgestrecktes, wahrscheinlich halbaquatisches Tier mit langem Schwanz, das eine räuberische Lebensweise geführt haben muß, wie aus dem Ge-

bisse hervorgeht. Die Augenhöhlen standen seitlich. Die Unterkieferäste laden sehr weit nach den Seiten aus und erscheinen angeschwollen. Die Rippen sind einköpfig. Carpus und Tarsus waren zum Teil knorpelig, nur einige Elemente sind in verknöchertem Zustande erhalten geblieben. Der Fuß war kurz und breit, die Endphalangen hufförmig. Mehrere fast vollständige Skelette aus dem Perm von Neumexiko bekannt.

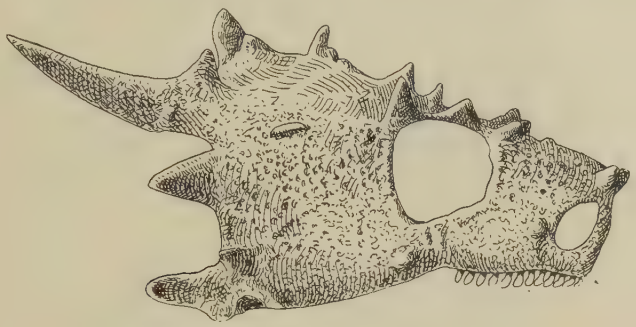


Fig. 565. Rekonstruierte Seitenansicht des Schädels von Elginia mirabilis Newt., aus dem Perm von Elgin in Schottland (unterer New Red Sandstone). $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *E. T. Newton.*)

3. Diadectes (Fam. Diadectidae). Das Tier, das aus dem Perm von Texas und Neumexiko bekannt ist, erreicht bis 3 m Körperlänge. Es war sehr robust gebaut, und zwar ist der Schultergürtel besonders stark entwickelt, was in Verbindung mit der eigentümlichen, platten-

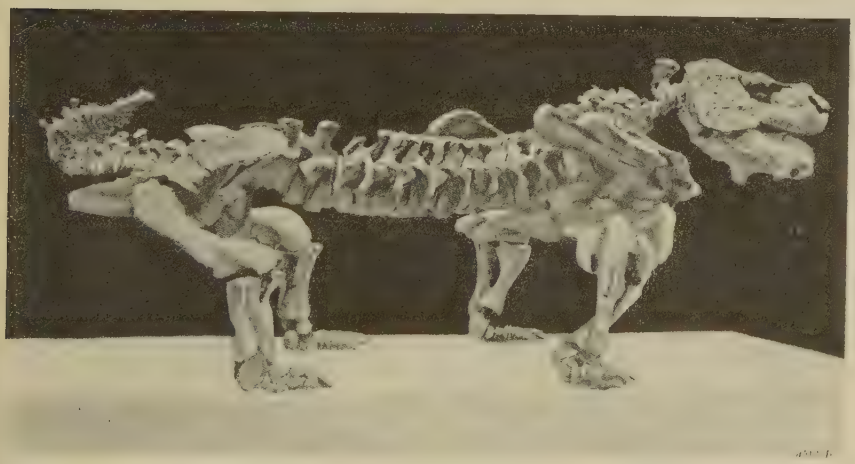


Fig. 566. Skelett von Bradysaurus (früher Parei saurus) Baini Seeley, aus dem Perm (untere Beaufortschichten) von Tamboer Fontein, Kapkolonie. Körperlänge etwa 3 m. — Der Schwanz ist an seinem Ende unnatürlich nach oben gekrümmt (Folge des Fossilisationsprozesses). (Nach *A. Smith-Woodward*, aus dem Guide to the Fossil. Reptiles etc., British Museum, London 1910.)

artigen Verbreitung der sich dachziegelförmig deckenden, vorderen Rippen für eine grabende Lebensweise dieser Tiere spricht, die in manchen Merkmalen an Schildkröten erinnern. Der Charakter des Gebisses spricht für eine weichkörperige Nahrung (Insekten, Würmer, unbeschalte Mollusken u. dgl.); einzelne verwandte Gattungen mögen vielleicht eine herbivore Lebensweise geführt haben (Fig. 564).

4. Elginia (Fam. Elginiidae). Diese einzige Gattung der Familie ist in einer Art aus dem permischen Sandstein von Cuttle's Hillock bei Elgin in Schottland bekannt. Der Schädel fällt durch die starken, spitzen Knochenzapfen auf, welche beim lebenden Tiere wahrscheinlich von Hornkappen besetzt waren und dadurch an das Bild des lebenden Agamiden Moloch oder des gleichfalls lebenden Iguaniden Phrynosoma erinnern, bei denen jedoch nur Hornstacheln dem Schädel aufsitzen, ohne daß sie von Knochenstacheln gestützt werden. Die Lebensweise dürfte eine ähnliche wie bei Moloch und Phrynosoma gewesen sein, worauf besonders die Form der Zähne hindeutet (Fig. 565).

5. Bradysaurus (Fam. Pareiasauridae). Dieses Tier erreichte zuweilen eine bedeutende Körpergröße (Bradysaurus Baini wurde 3 m lang). Die Gliedmaßen sind kurz und stämmig, der Schwanz sehr kurz; die Zähne scheinen für eine herbivore Nahrung angepaßt gewesen zu sein, da sie dicht nebeneinanderstehen und gleichmäßig abgenützte Kronen tragen. Auffallend ist ein starker Muskelfortsatz am Unterrande des Unterkiefers (Fig. 566).

2. Ordnung: Procolophonia.

Zu dieser Ordnung sind nur vier Gattungen aus der Trias Europas und Südafrikas zu stellen. Alle sind durch den dreieckigen Umriß des

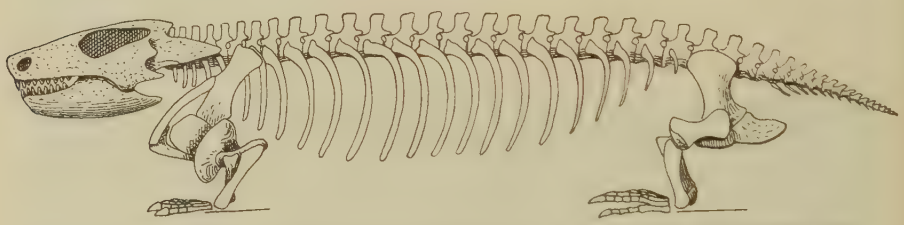


Fig. 567. Rekonstruktion des Skelettes von Sclerosaurus armatus H. v. Mey., aus der unteren Trias (mittlerer Buntsandstein) von Riehen bei Basel. ¼ nat. Gr. (Nach *F. v. Huene.*)

Schädeldaches, die hohe Schnauze, starke Knochenstacheln am Hinterrande des Schädeldaches, namentlich aber dadurch gekennzeichnet, daß sich hinter der Augenhöhle eine mit dieser verschmolzene Öffnung im Schädeldache, ein „Schläfenfenster", gebildet hat, während bei den Cotylosauriern das Schädeldach stets stegal bleibt. Die am besten bekannte Gattung ist Sclerosaurus aus der unteren Trias von Basel (Fig. 567).

3. Ordnung: Pelycosauria.

In dieser Ordnung werden mehrere Gattungen vereinigt, die sich auf verschiedene Familien verteilen. Für alle ist der Besitz einer unteren seitlichen Schläfenöffnung im Schädeldache bezeichnend. Ob alle hier vereinigten Familien wirklich in eine geschlossene „Ordnung" gehören, ist noch fraglich; vielleicht ist das Merkmal des Besitzes der unteren Schläfenöffnungen mehrmals unabhängig von verschiedenen Nachkommen der Cotylosaurier erworben worden, so daß diese Ordnung der Pelycosauria aufzulösen wäre. Wir vereinigen heute in dieser Gruppe sehr verschiedenartig gestaltete Formen, die teils Raubtiere gewesen sind wie Dimetrodon (Fig. 568), teils Pflanzenfresser waren wie Casea (Fig. 569) und die teils rein terrestrisch gelebt haben dürften, teils halb-

aquatische Tiere gewesen zu sein scheinen. Einzelne Gattungen (Fam. Sphenacodontidae, Edaphosauridae) besaßen enorm verlängerte Dorn-

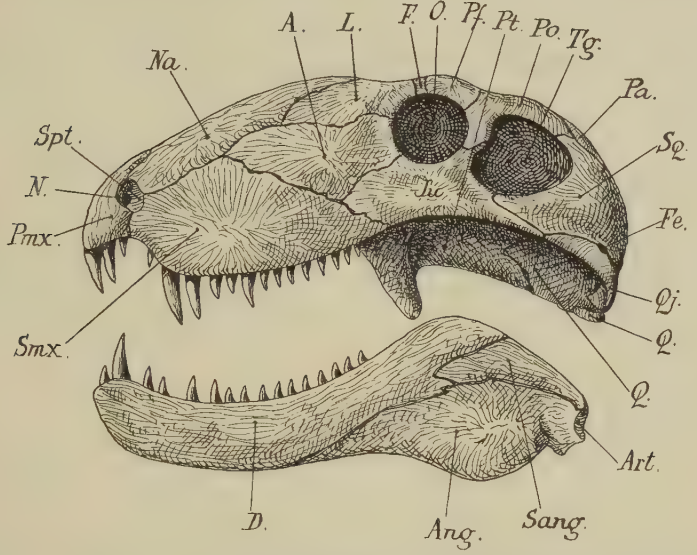


Fig. 568 A. Schädel und Unterkiefer von Dimetrodon incisivus Cope, aus dem Perm von Texas, rekonstruiert in etwa 1/5 nat. Gr. — Erklärung der Knochenbezeichnungen siehe S. 360. (Im wesentlichen nach *R. Broom*.)

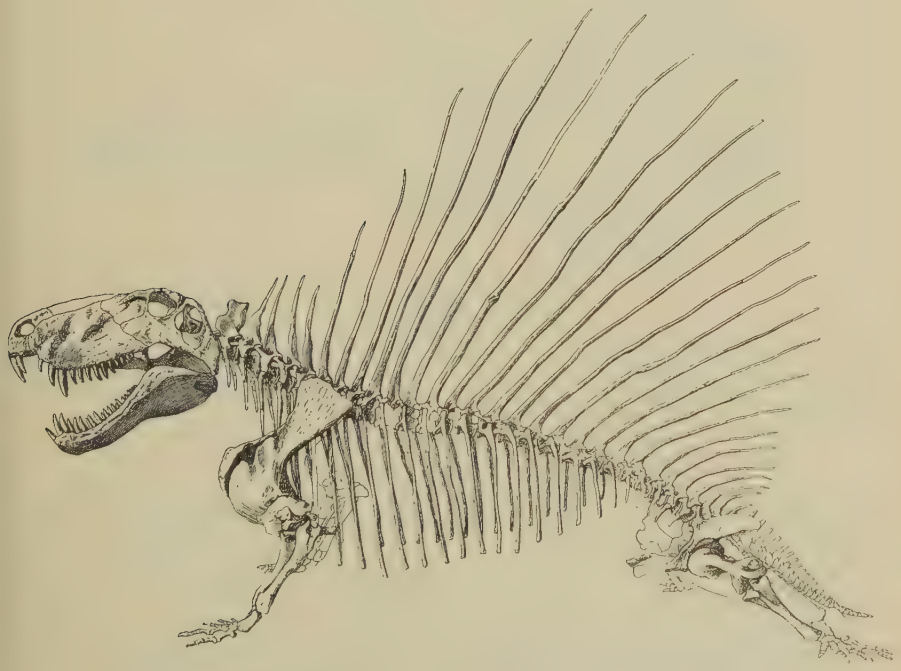


Fig. 568 B. Rekonstruktion von Dimetrodon gigas Cope, Körperlänge etwas über 2 m. (Nach *Ch. W. Gilmore*, 1919.)

fortsätze der Wirbel, die bei den Edaphosauriden noch mit seitlichen Knoten oder Stacheln bewehrt waren; wahrscheinlich wurden die ver-

längerten Dornfortsätze von einer gemeinsamen Haut zu einem hohen Kamm zusammengeschlossen (Fig. 570). Die Hauptverbreitung dieser verschiedenen, einstweilen als „Pelycosaurier" zusammengefaßten Formenreihen fällt in die Permformation, nur wenige Vertreter sind aus

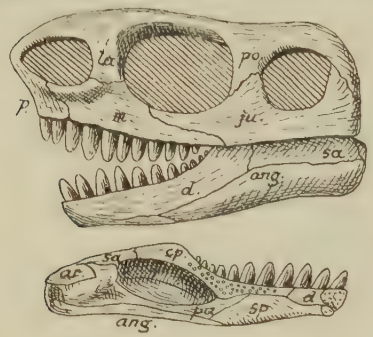


Fig. 569. Casea Broilii Will., aus dem Perm von Texas, in nat. Gr. — Oben: Schädel und Unterkiefer von links, unten: Innenansicht des linken Unterkieferastes. (Nach *S. W. Williston.*) *m.* = Supramaxillare, *P.* = Praemaxillare, *la* = Lacrymale, *po.* = Postorbitale, *ju.* = Jugale, *d.* = Dentale, *ang.* = Angulare, *sa.* = Supraangulare, *cp.* = Complementare, *sp.* = Spleniale, *pa.* = Praearticulare, *ar.* = Articulare.

Fig. 570. Rekonstruktion von Edaphosaurus cruciger Cope, aus dem Perm von Texas. Körperlänge etwa 182 cm. (Nach *E. C. Case.*)

dem Karbon (Naosaurus, Fam. Sphenacodontidae) und aus der Trias (die zur selben Familie gehörende Gattung Ctenosaurus) bekannt. Eine der in phylogenetischer Hinsicht wichtigsten Gattungen ist Varanosaurus (Perm von Texas, Fig. 571), die mit den Ichthyosauriern

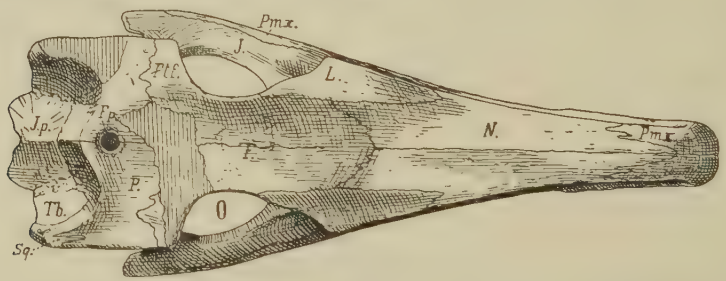


Fig. 571. Varanosaurus acutirostris Broili, Perm von Texas. ½ nat. Gr. (Nach *Broili.*) Erklärung der Knochenbezeichnungen S. 360.

in genetische Beziehungen gebracht wurde, was aber mit Rücksicht auf das verschiedene Verhalten der Schläfenfenster bei den beiden Gruppen nicht möglich ist.

4. Ordnung: Chelonia.

Die Schildkröten bilden einen scharf umgrenzten Zweig des Reptilienstammes, der unmittelbar auf die Cotylosaurier zurückgeht, da wir in der primitivsten bis heute bekannten Schildkröte (Triassochelys dux aus der oberen Trias Deutschlands) den ursprünglich stegalen Schädelbau rein bewahrt finden (Fig. 572). Die auf der Hinterwand des Schädels vorhandene Öffnung, das posttemporale Fenster, wird im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Chelonier nach vorn erweitert, so daß es zur Entstehung einer seitlichen Schläfengrube kommt, die scheinbar den seitlichen Schläfenöffnungen der übrigen Reptilien mit lateralen Schläfenfenstern homolog ist, was aber nicht der Fall ist. Diese durch Erweiterung der Posttemporalöffnung nach

vorne entstandene Einbuchtung, die bei vielen lebenden Schildkröten zu beobachten ist, kann durch sekundäre Verbreiterungen des Schädeldaches, die über diese seitlichen Öffnungen herabwachsen, wieder verschlossen werden, so daß der Schädel einen scheinbar „stegalen" Charakter erhält, der sekundärer Natur ist und daher als „tegal" unterschieden wird. Beispiele eines solchen tegalen Verschlusses der seitlichen Schläfengrube finden wir bei der Meeresschildkröte Chelonia und der südamerikanischen Flußschildkröte Podocnemis, doch wird der Verschluß in diesen beiden Fällen durch verschiedene Knochen, also auf verschiedenen Wegen bewerkstelligt: bei Chelonia durch Parietale, Postfrontale und Squamosum, bei Podocnemis durch Parietale, Jugale und Quadratojugale.

Mit Ausnahme der ältesten Schildkröte (Triassochelys), bei der noch Rudimente der bei den Vorfahren funktionell gewesenen Zähne nachweisbar sind, besitzen sämtliche fossile und lebende Schildkröten

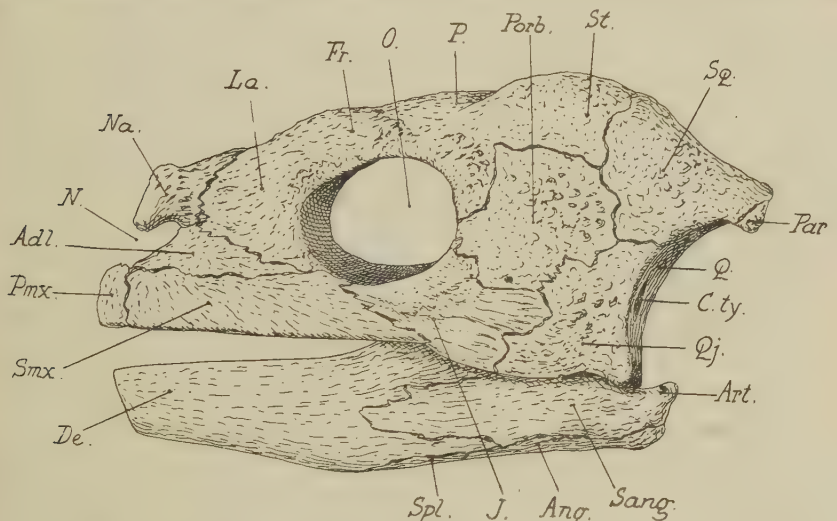


Fig. 572. Schädel von Triassochelys dux Jaekel, aus der oberen Trias von Halberstadt, etwa $^3/_5$ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*) *C. ty.* = Cavum tympani (Ohröffnung). Die übrigen Bezeichnungen siehe S. 360.

zahnlose Kiefer. Der Verlust des Gebisses ist wahrscheinlich in sehr früher Zeit, noch während der terrestrischen Lebensweise eingetreten; ursprünglich sind die Schildkröten terrestrische und wahrscheinlich grabende Tiere gewesen, die in ihrer Lebensweise eine gewisse Ähnlichkeit mit den von Gürteltieren abstammenden Glyptodonten unter den Säugetieren besessen haben dürften. Dies beweist unter anderem die Ausbildung des knöchernen und von hornigen Platten überdeckten Rücken- und Bauchschildes, die in dem Maße eine Reduktion erfahren, als die Tiere von der terrestrischen Lebensweise zur marinen übergehen, bei der ihnen der Panzer im Vergleiche zu der das Schwimmen hindernden Belastung nur einen geringen Vorteil als Schutzapparat darstellt und darum reduziert wird. Die verschiedenen aufeinanderfolgenden Reduktionsstufen des Panzers ermöglichen uns, in die Anpassungsgeschichte und damit in die Stammesgeschichte der Schildkröten einen klaren Einblick zu gewinnen.

Der Rückenschild (Carapax) umfaßt eine mittlere Reihe von Knochenplatten (Neuralplatten), an die sich vorne eine Nackenplatte

(Nuchale) anschließt; seitlich stehen die Neuralplatten mit den Rippenplatten (Costalplatten) in Verbindung, die am Rande des Rückenschildes von einer größeren Zahl von Randplatten (Marginalia) umsäumt werden. Den hinteren Abschluß der Neuralplatten bilden die medianen Afterplatten (Pygalplatten), die meist zu einem einzigen Pygale vereinigt sind. Über diesen Knochenplatten des Rückenschildes liegen die hornigen Schilder oder Scuta, deren Grenzen nicht mit denen der Knochenplatten zusammenfallen, sondern alternieren, wodurch eine besonders feste Verbindung der Platten und Schilder bewerkstelligt wird. Die Hornschilder sind größer als die Knochenschilder und daher geringer an Zahl; wir unterscheiden eine mittlere Reihe von Vertebralscuta, die seitlich von den Lateralscuta (Costalscuta) begleitet werden, während der äußere Ring von den Marginalscuta gebildet wird. Bei den ältesten Schildkröten der Trias waren außerdem noch zwischen den Marginal- und Lateralscuta die Submarginalscuta vorhanden, die aber schon frühzeitig verloren gegangen sind. Das vorderste Scutum der Mittellinie wird als Nuchalscutum, das hinterste mediane als das Pygalscutum unterschieden.

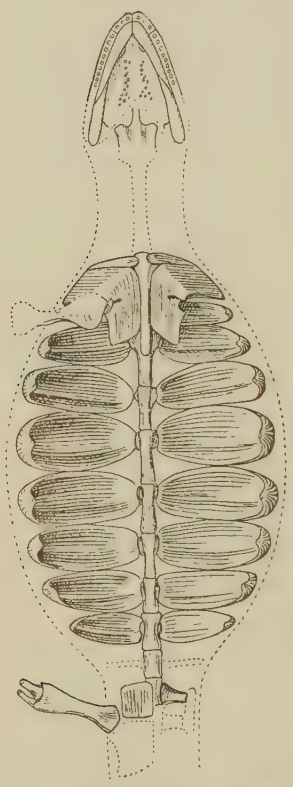


Fig. 573. Rekonstruktion von Eunotosaurus africanus Seeley, ein „Archichelonier" aus dem Perm (Beaufortschichten) der Kapkolonie, von der Unterseite gesehen. Verkleinert. (Nach *D. M. S. Watson.*)

Der Bauchschild (Plastron) unterscheidet sich vom Carapax durch den Mangel der medianen Plattenreihe; den vordersten Platten, den paarigen Epiplastra, folgen das mediane Entoplastron, dann ein Paar Hyoplastra und weiter ein Paar Hypoplastra, während den Abschluß wieder eine unpaare Platte, das Xiphiplastron, bildet. Die das Plastron überdeckenden Hornschilder werden in der Reihenfolge von vorne nach hinten als Brachialscuta, Pectoralscuta, Abdominalscuta, Femoralscuta und Analscuta unterschieden. Außerdem unterscheidet man noch die Kehlplatten oder Gularscuta. Nur bei der obertriadischen Gattung Proterochersis sind auch noch Caudalscuta und Intercaudalscuta ausgebildet, die auf dem Hinterende des Xiphiplastrons liegen.

Eine wichtige Eigentümlichkeit des Schildkrötenskelettes sind die Phalangenzahlen der Gliedmaßen, die auf denselben Betrag reduziert erscheinen wie bei den Säugetieren (in Hand und Fuß vom ersten bis zum fünften Strahl 2, 3, 3, 3, 3), eine Regel, von der nur seltene Ausnahmen zu beobachten sind, wie im vierten Finger der Trionychoidea, bei denen der vierte Finger 4—6 Phalangen tragen kann, wahrscheinlich ein Überrest aus der Zeit, in der die Vorfahren der Schildkröten noch die Phalangenformel der Cotylosaurier besaßen.

Die Frage nach dem Vorfahrenstadium der Schildkröten ist durch einen Fund in der Pareiasaurus-Zone Südafrikas (Perm der Kapkolonie) der Lösung etwas näher gerückt worden. Bei der neuentdeckten Form

(Eunnotosaurus africanus) sind die Rippen außerordentlich stark verbreitert, besonders im mittleren Teile des Thorax, während die vordersten und hintersten entweder nur eine geringe oder gar keine Verbreiterung zeigen (zehnte Rippe). Die acht verbreiterten Rippenpaare besitzen nur einköpfige Gelenkung an den Wirbeln und biegen sich dicht am Wirbelkörper hoch hinauf, so daß die Wirbeldornen wie in einer Rinne liegen; die Verbreiterung erfolgt also unmittelbar unter der Haut, wo zwischen Rippen und Haut keine Muskulatur liegt. Bei den echten Schildkröten, denen Eunnotosaurus (Fig. 573) als einziger Vertreter der „Archichelonier" gegenübergestellt worden ist, liegen Schultergürtel und Becken bereits ganz im Inneren des Panzers, weil sich die verbreiternden Rippen nach vorne und nach hinten über die tiefer liegenden Teile des Skelettes ausdehnten.

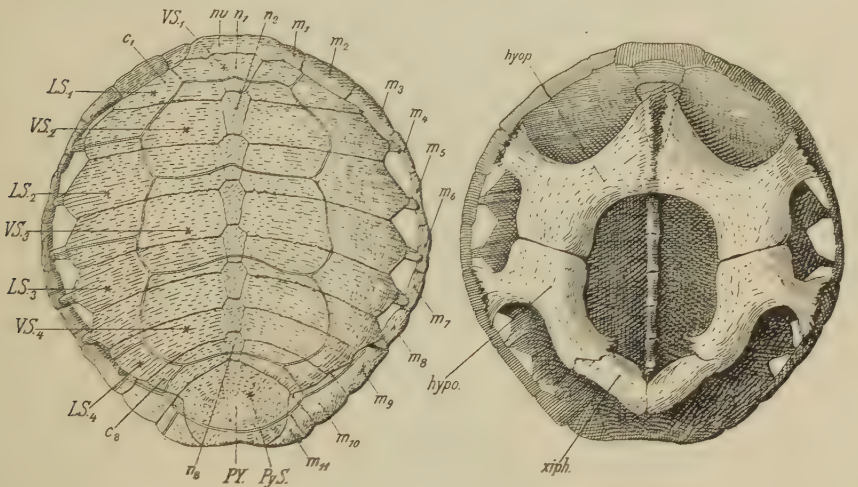


Fig. 574. Thalassemys marina E. Fraas, aus dem weißen Jura von Schnaitheim in Schwaben. Links: Carapax von oben, rechts: Plastron (hell) und Carapax (dunkel) von unten gesehen. (Stark verkl.) — Nach *E. Fraas*. Die Grenzen zwischen den Skelettelementen sind durch *einfache*, die Grenzen je zweier Hornschilder (nicht erhalten!) durch *doppelte* Linien bezeichnet; auf der rechten Seite des Carapax die letzteren Grenzen zum Teil weggelassen. Die Lage der Hornschilder durch * bezeichnet. — *Knochenschilder: nu* = Nuchalplatte, *PY.* = Pygalplatte, n_1—n_8 = Neuralplatten 1—8, c_1—c_8 = Costalplatten, m_3—m_{11} = Marginalplatten, *hyop.* = Hyoplastron, *hypo.* = Hypoplastron, *xiph.* = Xiphiplastron. *Hornschilder:* $VS._1$—$VS._4$ = Vertebralscutum 1—4, $LS._1$—$LS._4$ = Lateralscutum 1—4, *PyS.* = Pygalscutum.

Eunnotosaurus besitzt noch randlich stehende Kieferzähne wie auch Zähne auf der Gaumenfläche. Das jedenfalls sehr schwerfällige Tier hat allem Anschein nach eine Lebensweise wie die lebenden Testudiniden (Landschildkröten) geführt.

Schon in der Triasformation, aus der die ältesten Schildkrötenreste bekannt sind, erscheint die Ordnung der Chelonia in zwei scharf geschiedene Stämme gespalten: in die Cryptodira und Pleurodira. Bei den Cryptodiren ist der Hals median in die Schale zurückziehbar, womit die Kürze der Halswirbelquerfortsätze in Zusammenhang steht; ferner ist das Becken niemals mit dem Bauchschild verwachsen. Bei den Pleurodiren wird der Hals bei drohender Gefahr seitlich zwischen Rückenschild und Bauchschild zurückgelegt und damit steht die starke Entwicklung der Querfortsätze der Halswirbel in Verbindung. Weiters ist das Becken mit dem Bauchschild fest verwachsen.

Die Geschichte der Pleurodiren läßt sich bis in die obere Trias zurückverfolgen (Proterochersis, eine Landschildkröte mit hochgewölbtem

Carapax aus der Obertrias Württembergs, die der Vertreter der Familie der Archaeochelyidae ist). Aus jüngeren Formationen sind nur wenige

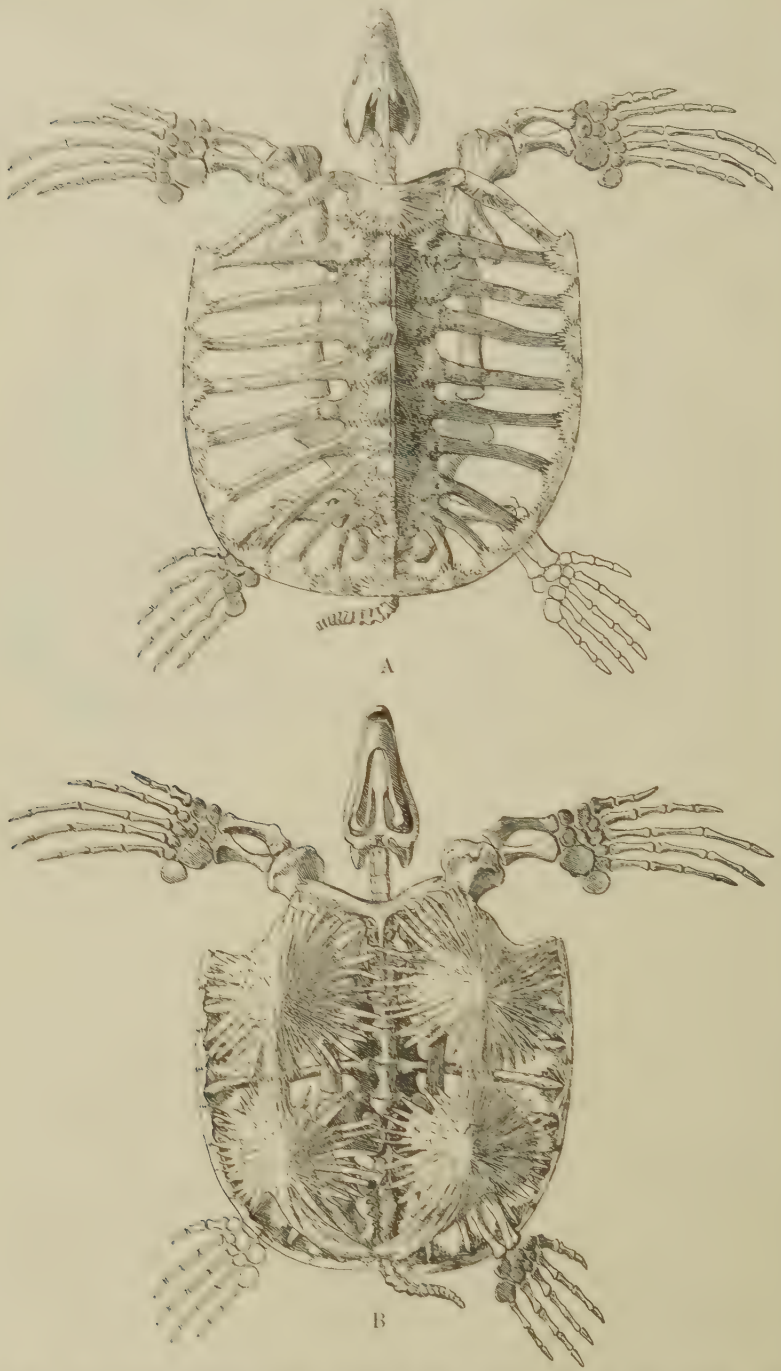


Fig. 375 A. Eine Hochseeschildkröte aus der oberen Kreide Nordamerikas, Archelon ischyros Wieland. Skelett von der Rückenseite gesehen. Gesamtlänge 3,10 m. — $^1/_{50}$ nat. Gr. B. Von der Bauchseite gesehen. Nach *G. R. Wieland.*)

mit Sicherheit den Pleurodiren einzureihende Gattungen bekannt. Eine einseitig spezialisierte, sehr große Type, Miolania, mit langen und starken Nackenstacheln, ist über die südliche Hemisphäre in der Plistozänzeit (und Pliozänzeit?) verbreitet gewesen.

Viel besser sind wir über die Vorgeschichte der Cryptodiren unterrichtet. Von Landschildkröten zweigte im Jura (?), wahrscheinlich über die Emydinen (Sumpfschildkröten), eine Gruppe ab, die von den Küstensümpfen aus das Litoral und später das offene Meer eroberte. Im Verlaufe dieser Entwicklung zu Meerestieren verlor die Rückenschale ihre hohe Wölbung und nahm eine flache Gestalt von ungefähr herzförmigem Umriß an. Der schwere Panzer der terrestrischen Vorfahren wurde durch Fontanellenbildung, die von den Außenrändern des Rückenschildes nach innen gegen die Wirbelsäule zu fortschritt, leichter gemacht, und ebenso traten im Bauchpanzer Rückbildungen ein,

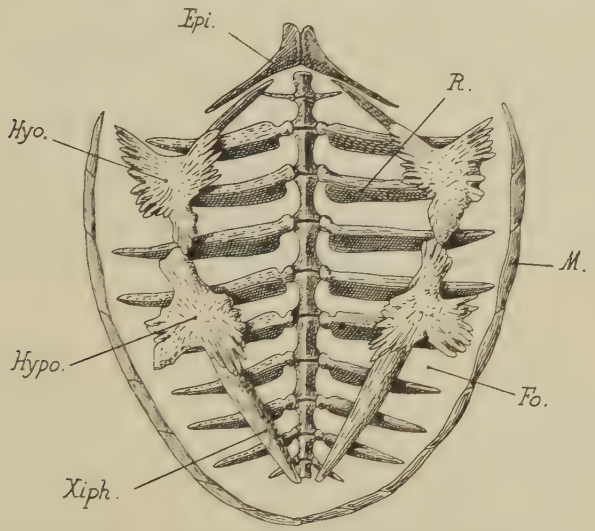


Fig. 576. Protosphargis veronensis Cap., aus der oberen Kreide von Verona, in etwa $^1/_{25}$ nat. Gr.; rekonstruiertes Skelett des Rücken- und Bauchschildes. *R.* = Rippen, *M.* = Marginalia, *Epi.* = Epiplastron, *Hyo.* = Hyoplastron, *Hypo.* = Hypoplastron, *Xiph.* = Xiphiplastron. (Ansicht von der Ventralseite (Rekonstruktion auf Grundlage der Abbildungen von *G. Capellini*.

die aber hier im Mittelpunkte des Plastrons begannen und zu einer Lockerung des Verbandes der Plastralplatten sowie zu einer Gewichtsverminderung führten. Eine Gattung, die uns den Zustand dieser Spezialisation während der Oberjurazeit zeigt (Fig. 574), ist Thalassemys (oberer weißer Jura Schwabens und der Schweiz). Die schon bei dieser Gattung angebahnte Spezialisationsrichtung steigerte sich bei den Kreidegattungen sehr bedeutend, wie eine der höher spezialisierten Typen aus der nordamerikanischen Oberkreide, Archelon (Fig. 575), zeigt, wo die Randfontanellen des Rückenschildes fast bis zu den Neuralplatten vorgedrungen sind; noch weiter ist diese Reduktion bei Protosphargis (Oberkreide Oberitaliens, Fig. 576) vorgeschritten. Das sind Formen, die zweifellos Hochseetiere gewesen sind. Von derart spezialisierten Hochseeschildkröten sind in der älteren Tertiärzeit Formen abgezweigt, die zu der Lebensweise in Küstenregionen zurückgekehrt sind, wo der Besitz eines starken Panzers als Brandungsschutz von Vorteil war. So bildete sich über den Rudimenten des primären Knochenpanzers ein neuer aus, der

aus kleinen, mosaikartig aneinanderstoßenden, unregelmäßig polygonalen Platten bestand. Die Nachkommen dieser sekundär zu Küstenbewohnern gewordenen Chelonier (z. B. Psephophorus, Eozän bis Pliozän Europas) sind nun neuerlich zu Hochseetieren geworden, und es hat sich daher die Reduktion des Panzers wiederholt; daher finden wir bei der lebenden Lederschildkröte (Dermochelys coriacea) zwei übereinanderliegende rudimentäre Panzer. Die Arme dieser Meeresschildkröten, unter denen Chelonia einen lebenden Vertreter von einer Spezialisationshöhe darstellt, die hinter der von Archelon aus der Oberkreide zurückbleibt, aber höher steht als z. B. Thalassemys, sind bedeutend größer als die Hinterbeine und zu Ruderflossen umgestaltet, in denen die Finger zwar stark verlängert sind, aber keine Phalangenvermehrung erfahren haben; die Phalangen sind auch hier immer nur in der Dreizahl in jedem Fingerstrahl (mit Ausnahme des ersten, der zwei Phalangen beibehielt) vorhanden.

Eine sehr alte Gruppe der Schildkröten, die neben den Cryptodira und Pleurodira als eine selbständige (dritte) Unterordnung erscheint, sind die Trionychoidea. Sie sind zwar erst seit der oberen Kreide bekannt, müssen aber viel weiter zurückreichen; Reste dieser Gruppe sind schon in der Jura- und Triasformation zu erwarten. Im Tertiär war die Gattung Trionyx sehr weit verbreitet (Europa, Afrika, Ostindien, Nordamerika), ist aber seither bedeutend zurückgegangen. Bezeichnend für diese Formen ist die rauh skulpturierte Beschaffenheit der Panzerknochen und die Reduktion der Marginalplatten.

5. Ordnung: Theriodontia.

Unter den paläozoischen und triadischen Reptilienstämmen bilden die Theriodontier eine Gruppe, die in phylogenetischer Hinsicht besonderes Interesse besitzt, da die Spezialisationen der verschiedenen Vertreter dieser Ordnung in vielen Punkten eine geradezu überraschende Parallele mit denen der Säugetiere aufweisen, so daß sie vielfach als die Ahnen der Säugetiere angesehen worden sind.

Zu diesen Spezialisationen gehört in erster Linie die Ausbildung eines in verschiedene Funktionsabschnitte geteilten Gebisses. Wir erkennen eine deutliche Scheidung von vorderen Schneide- oder Greifzähnen, denen ein oder mehrere stark vergrößerte Zähne als Eckzähne oder Reißzähne folgen, während die hinter diesen sich anreihenden Backenzähne die Aufgabe des Zerbeißens oder Zermahlens der Nahrung besaßen und mitunter (Fig. 579) durch Hinzutreten sekundärer Spitzen kompliziert erscheinen. Diese Trennung des Gebisses in einzelne Abschnitte mit verschiedener Funktion scheint in kausalem Zusammenhang mit der Umformung des Unterkiefers zu stehen. Bei den primitiveren Reptilien ist der Unterkiefer ebenso wie bei den Stegocephalen aus einer großen Zahl verschiedener Elemente, namentlich aus verschiedenen Hautknochen, aufgebaut. Bei den Therocephaliern bildet sich am Dentale, dem größten, zahntragenden Knochen, ein Kronenfortsatz aus wie bei den Säugetieren; das Unterkiefergelenk wird noch vom Articulare gebildet, das mit dem Quadratum gelenkt. Schrittweise nimmt jedoch im Laufe der Entwicklung der Therocephalier das Dentale an Bedeutung zu, die übrigen Knochen dagegen ab, das Unterkiefergelenk wird vom Articulare an das Dentale abgegeben und dementsprechend die Gelenkgrube am Schädel vom Quadratum auf das Squamosum verlegt. Die

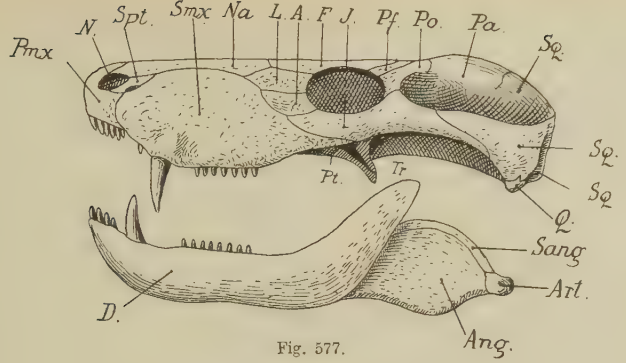


Fig. 577.

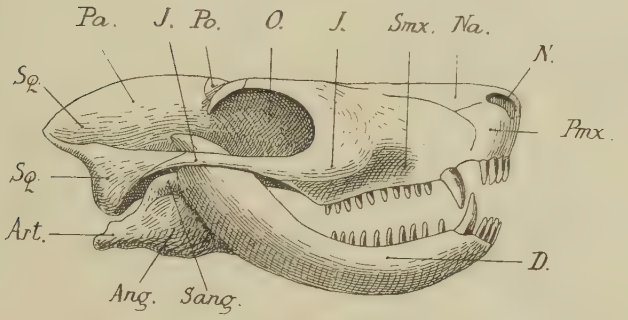


Fig. 578.

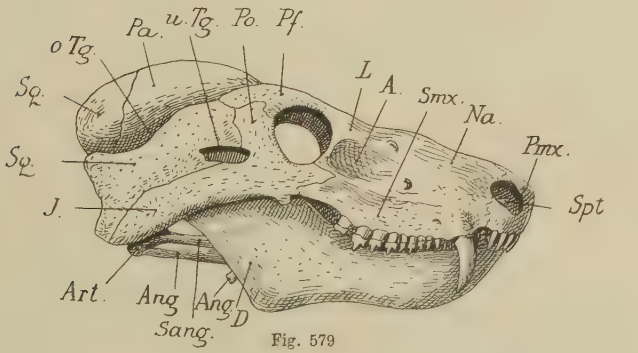


Fig. 579.

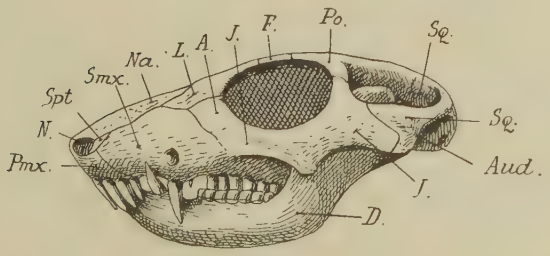


Fig. 580.

Die Reduktion des hinteren Unterkieferabschnittes bei den Therocephaliern der Karrooformation der Kapkolonie. Fig. 577: Scylacosaurus Sclateri Broom, Perm, in $^1/_3$ nat. Gr.; Fig. 578: Bauria cynops Broom, Trias, in $^1/_2$ nat. Gr ; Fig. 579: Cynognathus crateronotus Seeley, Trias, in $^3/_5$ nat. Gr.; Fig. 580: Sesamodon Browni Broom, Trias, in $^3/_5$ nat. Gr. Erklärung der Knochenbezeichnungen siehe S. 360. *Aud.* = Äußere Gehöröffnung. (Mit Benützung der Abbildungen von *R. Broom, D. M. S. Watson* und *A. Smith Woodward.*)

Stufen dieser Entwicklung sind durch die Gattungen Scylacosaurus (Fig. 577), Bauria (Fig. 578), Cynognathus (Fig. 579) und Sesamodon (Fig. 580) gekennzeichnet, die in der Karrooformation gefunden worden sind, und zwar gehört die erstgenannte Gattung der permischen Abteilung dieser Schichtengruppe, die übrigen der triadischen Abteilung an. Weitere Säugetierähnlichkeiten der Therocephalier liegen in der Ausbildung eines doppelten Hinterhauptsgelenkhöckers, im Vorhandensein eines einzigen, auffallend säugetierähnlichen Jochbogens, im Auftreten eines langen äußeren Gehörganges, in der Form und Anordnung der Elemente des Schultergürtels und des Beckens, im Vorhandensein eines Olecranons in der Ulna, im Bau der Handwurzel und der Fußwurzel usw. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Ähnlichkeiten weitgehender Natur sind und daß wir in den Therocephaliern eine Gruppe vor uns haben, die mit den Säugetieren außerordentlich nahe verwandt ist. Eine herbivore Gattung der Therocephalier ist Diademodon aus der Trias Südafrikas (Fig. 581). Von den Therocephaliern wird eine zweite

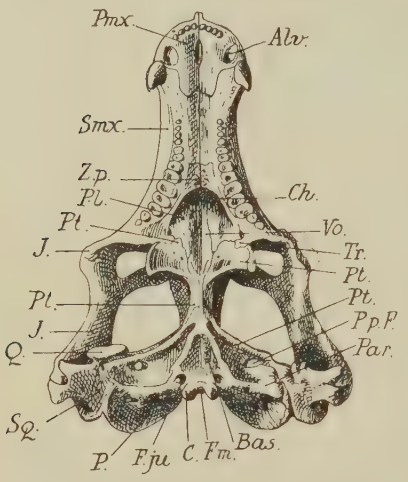


Fig. 581. Rekonstruktion der Unterseite des Schädels von Diademodon Browni Seeley, einem Theriodontier aus der Trias der Kapkolonie. — Ungefähr ½ nat. Gr. (Unter Benützung der Zeichnungen von *D. M. Watson* und *R. Broom.*) *Alv.* = Alveole vor dem Reißzahn. *F.ju.* = Foramen jugulare, *Par.* = Paroccipitale, *Pl.* = Palatinum, *P.p.F.* = Foramen pterygopalatinum. *Z.p.* = Palatinalzähnchen. (Für die Erklärung der übrigen Knochenbezeichnungen vgl. S. 360.)

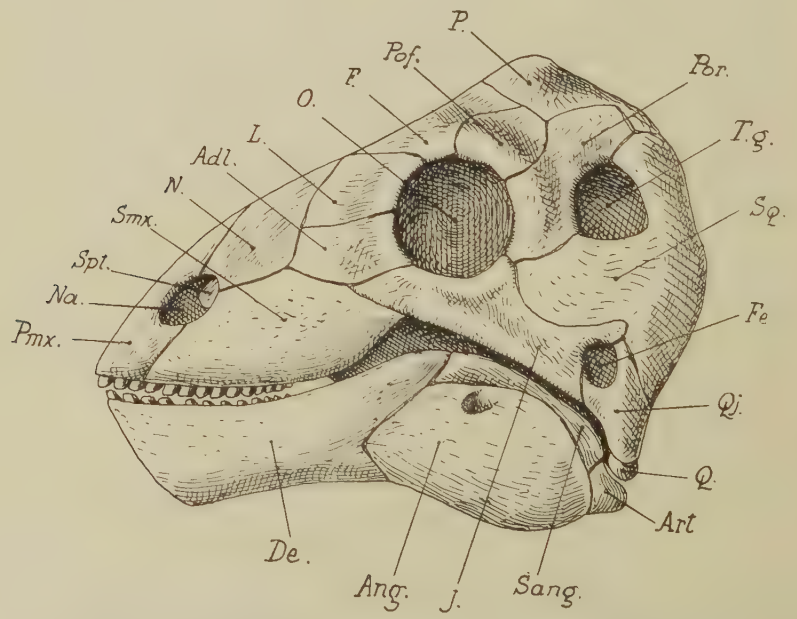


Fig. 582. Rekonstruktion des Schädels von Delphinognathus conocephalus Seeley, aus dem Perm Südafrikas, in ¼ nat. Gr. Erklärung der Knochenbezeichnungen siehe S. 360. (Nach *R. Broom.*)

Gruppe abgetrennt (Dromasauria), die nur durch zwei dürftig bekannte Gattungen auf das Perm Südafrikas vertreten wird; die dritte Unterabteilung der Theriodontia, die Unterordnung der Dinocephalia, gleichfalls auf das Perm Südafrikas beschränkt, umfaßt mehrere eigenartig spezialisierte Gattungen, wie z. B. Delphinognathus (Fig. 582), die ein stark reduziertes, aus kleinen, gleichförmigen Zähnen bestehendes Gebiß besaßen und jedenfalls keine räuberische Lebensweise führten. Ihnen schließt sich die letzte Unterordnung der Theriodontia, die Gruppe der Dicynodontia, an, die man zum Teil als die Sirenen oder Seekühe unter den Reptilien bezeichnen kann, da die Gattung Lystrosaurus in den allgemeinen Anpassungsmerkmalen eine überraschende Ähnlichkeit mit diesen herbivoren, an das Wasserleben angepaßten Säugetieren aufweist (Fig. 583). Das Gebiß dieser Gattungen, zu deren wichtigsten Dicynodon gehört, ist bis auf ein Paar hauerartige Zähne in jedem Oberkiefer reduziert, die den Weibchen (= Udenodon) gefehlt zu haben scheinen. Dicynodon ist auch im Perm des Gouvernements Wologda in Rußland entdeckt worden. Dicynodon bzw. Udenodon sind sicher

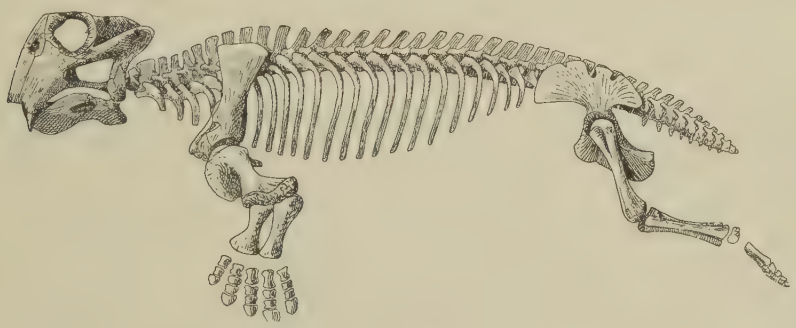


Fig. 583. Rekonstruktion des Skelettes von Lystrosaurus latirostris Owen, aus dem Perm (Lystrosaurus Beds) der Kapkolonie. — Körperlänge etwa 80 cm. (Nach *D. M. S. Watson.*)

Landtiere, nicht Wassertiere wie der jüngere Lystrosaurus gewesen. Die letzten Dicynodontiden hat man in der Trias der Kapkolonie gefunden.

6. Ordnung: Rhynchocephalia.

Lange Zeit hat man in der noch lebenden Gattung Sphenodon (= Hatteria) den Vertreter einer Ahnengruppe der höher spezialisierten Reptilien zu sehen geglaubt. Die stammesgeschichtliche Bedeutung dieser Gruppe ist aber zweifellos überschätzt worden. Freilich handelt es sich in den Rhynchocephalen, die seit der Triasformation bekannt sind, um verhältnismäßig primitive Reptilien, aber sie scheinen nicht die Bedeutung einer Ahnengruppe für alle höher spezialisierten Formenreihen zu besitzen. Wir wissen, daß die Cotylosaurier in jeder Hinsicht als die primitivsten Reptilien betrachtet werden müssen und daß von dieser Gruppe aus die verschiedenen Stämme der höher spezialisierten Reptilien ihren Ursprung genommen haben. Die fossilen Rhynchocephalen sind verschiedenen Familien zugeteilt worden; die Sphenodontiden, deren letzter Ausläufer durch die lebende Brückenechse Neuseelands dargestellt wird, erscheinen zum ersten Male in der Trias der Eifel. Ihnen schließen sich einige an das Wasserleben angepaßte Formenreihen an (Pleurosauridae und Champsosauridae) sowie mehrere sehr

eigentümlich spezialisierte Gattungen der Familie der Rhynchosauriden mit aufgebogenen Unterkieferenden und schnabelartig herabgebogenen Zwischenkiefern. Bei den Rhynchosauriden waren die Oberkiefer und die Dentalia des Unterkiefers mit durophagen Zähnen besetzt, bei den verwandten Sauranodontiden waren alle Kieferknochen zahnlos, und die Kiefer besaßen schneidende Ränder, die mit Hornscheiden überdeckt gewesen sein müssen. Die Nahrung dieser hochspezialisierten Formen dürfte in hartschaligen Mollusken u. dgl. bestanden haben. Beide Gruppen sind gänzlich erloschen. Auch die krokodilartig gestalteten Champsosauriden, die wir aus der Kreide und dem Eozän Nordamerikas und Europas kennen, stellen einen blind endigenden Seitenast der Rhynchocephalen dar.

7. Ordnung: Protorosauria.

Die einzige Gattung dieser von den übrigen Reptilordnungen zu unterscheidenden Ordnung ist die sehr unvollkommen bekannte Gattung Protorosaurus aus dem Perm Deutschlands und Englands; eine besondere Eigentümlichkeit dieser Form ist das Vorhandensein von Hohlräumen in den Gliedmaßenknochen. Manche Merkmale weisen auf Beziehungen zu den Lepidosauriern hin.

8. Ordnung: Mesosauria.

Eine Gruppe von Reptilien, die frühzeitig von den Cotylosauriern abgezweigt zu sein scheinen und sich an das Wasserleben angepaßt

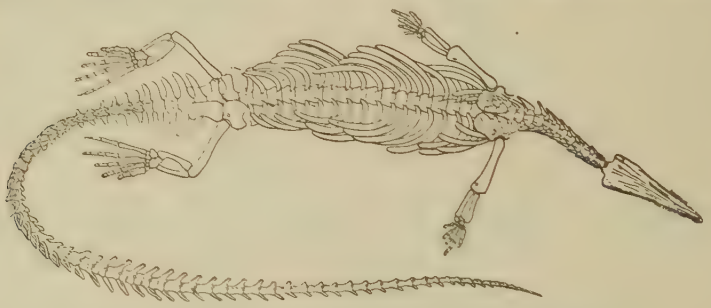


Fig. 584. Stereosternum tumidum Cope, aus dem Perm von Sao Paulo, in ungefähr $^3/_4$ nat. Gr., von der Bauchseite gesehen. (Nach *J. H. Mc Gregor.*)

haben. Sie stehen der Wurzel des Ichthyosaurierstammes nahe und sind nach neueren Untersuchungen von Huene und Nopcsa als die Ahnen der Ichthyosaurier zu betrachten. Die beiden aus dem Perm Afrikas und Südamerikas bekannten Gattungen Stereosternum (Fig. 584) und Mesosaurus lebten an den Meeresküsten. Die Rippen sind verdickt wie bei den Sauropterygiern, der Schädel ist in vielen Merkmalen ichthyosaurierähnlich. Die Hinterbeine waren stärker entwickelt als die Vorderbeine, ebenso wie bei den fossilen Meereskrokodilen, so daß sich in diesen Formen Merkmale verschiedener aquatischer Reptilienstämme vereinigt finden.

9. Ordnung: Ichthyosauria.

Die Ichthyosaurier (Fig. 585) stellen einen in hohem Grade an das Wasserleben angepaßten Stamm der Reptilien dar, der in zahlreichen

Anpassungsmerkmalen einerseits mit den Fischen und andererseits mit den Walen übereinstimmt, weshalb wiederholt an genetische Beziehungen zwischen diesen Gruppen gedacht worden ist, obwohl es sich nur um weitgehende Konvergenzerscheinungen, aber nicht um Verwandtschaftsmerkmale handelt. Die Gliedmaßen sind zu Flossen umgestaltet, wie bei sehr vielen anderen an das Wasserleben angepaßten Stämmen der Reptilien, aber bei den Ichthyosauriern ist diese Anpassung weiter als bei irgendeiner anderen Gruppe der höheren Wirbeltiere vorgeschritten; es ist sogar in einem Stamm der Ichthyosaurier zu einer Vermehrung der Fingerstrahlen gekommen, die früher zu der irrigen Ansicht geführt hat, daß in diesen polydaktylen Flossen ein Bindeglied zwischen den vielstrahligen Fischflossen und den fünffingerigen Gliedmaßen der tetrapoden Vertebraten zu erblicken sei. Wir wissen jetzt, daß die Vermehrung der Fingerstrahlen bei den Ichthyosauriern ebenso wie die Vermehrung der Phalangen (Polydaktylie und Polyphalangie) als eine sekundäre Erscheinung anzusehen ist, da die ältesten Ichthyosaurier der Trias sich in dieser Hinsicht primitiver verhalten als die späteren Formen der Juraformation. Auch die Ähnlichkeiten,

Fig. 585. Stenopterygius quadriscissus Quenstedt, mit vorzüglich erhaltener Haut, aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. — Länge 2,10 m, Spannweite der Schwanzflosse 0,61 m, Höhe einschließlich der Rückenflosse 0,72 m. Original im Museum der Senckenbergischen naturforsch. Ges. zu Frankfurt a. M.

die der Schädelbau der Ichthyosaurier mit dem der Delphine zeigt, haben sich nur als Konvergenzerscheinungen erwiesen. Eine weitere, durch die Lebensweise bedingte Ähnlichkeit zwischen Walen und Ichthyosauriern besteht in dem Verluste des Schuppenkleides, so daß die Ichthyosaurier nackt geworden sind, ebenso wie die Delphine, die das Haarkleid der Säugetiere infolge weitgehender Anpassung an das Wasserleben eingebüßt haben. Ferner ist auch die Ausbildung einer häutigen Rückenflosse und einer Schwanzflosse in beiden Fällen als eine konvergente Anpassung zu betrachten. Daß es sich nur um adaptive Ähnlichkeiten handelt, geht vor allem aus der Tatsache hervor, daß die Schwanzflosse der Ichthyosaurier vertikal stand wie bei den Fischen und nicht horizontal wie bei den Walen und daß sie bei den Ichthyosauriern durch das scharf nach unten abgeknickte Schwanzende der Wirbelsäule gestützt wurde, in derselben Weise wie bei den an das Wasserleben angepaßten, ausgestorbenen Meereskrokodilen der Juraformation, während dies bei den Walen nicht der Fall ist und die Wirbelsäule sich nicht in die Schwanzflosse fortsetzt. In der Wirbelsäule weisen die Ichthyosaurier eine auffallende Ähnlichkeit mit den Knochenfischen auf, indem die Wirbelkörper zylindrisch geworden sind und sich in Gestalt von Damen-

brettsteinen in großer Zahl aneinanderfügen; dadurch unterscheiden sich die Ichthyosaurier wieder von den Walen, die im Wirbelbau noch unverkennbare Raubtiermerkmale bewahrt haben.

Bei der Betrachtung des Schädels eines typischen Ichthyosauriers, z. B. des im deutschen Lias häufigen Leptopterygius acutirostris oder Stenopterygius quadriscissus fällt die Augenhöhle auf, die durch einen Ring aus starken Sklerotikalplatten gegen den Wasserdruck beim Tauchen geschützt war (Fig. 586). Die Nasenlöcher sind weit gegen das Schädeldach hinaufgeschoben, eine Erscheinung, der wir auch bei anderen Wassertieren begegnen (bei den Krokodilen findet eine solche Verschiebung nicht statt, weil diese Tiere beim Schwimmen und Liegen im Wasser eine schiefe Stellung der Körperachse zur Wasseroberfläche aufweisen, so daß das Schnauzenende beim Auftauchen zuerst an die Wasseroberfläche gelangt). Die Schnauze ist stark verlängert und mit zahlreichen kegelförmigen Zähnen besetzt gewesen, die ein Fanggebiß wie bei Raubfischen oder bei den Raubwalen bildeten. Bei den jüngeren Gattungen wie Ophthalmosaurus aus der oberen Juraformation werden

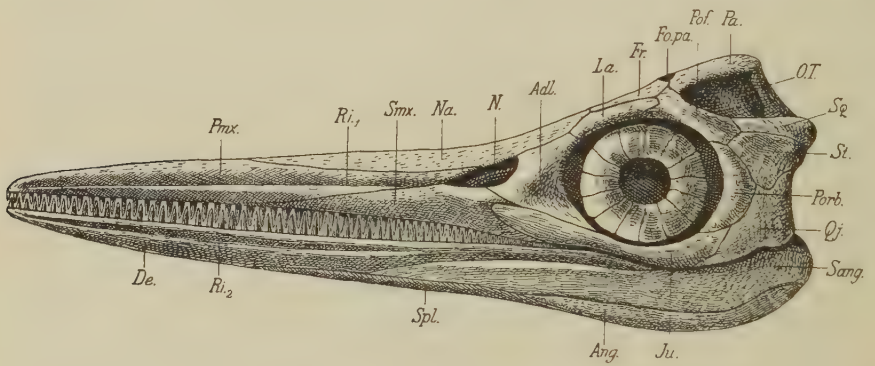


Fig. 586. Rekonstruktion des Schädels von Leptopterygius acutirostris Ow., einem Ichthyosaurier aus dem oberen Lias (ε) von Holzmaden in Württemberg. Schädellänge 1,28 m. — (Nach *O. Abel*, 1919.) Erklärung der Knochenbezeichnungen siehe S. 360; außerdem: Ri_1 = obere, Ri_2 = untere Kieferrinne.

die Zähne rudimentär, wahrscheinlich infolge Annahme einer teuthophagen (d. i. cephalopodenfressenden) Lebensweise, wie dies auch im Laufe der Stammesgeschichte der Wale zu beobachten ist, die von der ichthyophagen (fischfressenden) Lebensweise zur teuthophagen übergegangen sind (Familien der Pottwale und Schnabelwale).

Unter den Ichthyosauriern sind zwei ganz verschiedene Stämme zu unterscheiden. Der erste Stamm umfaßt die breitflossigen und kurzflossigen Formen, bei denen nicht nur eine Vermehrung der Phalangen, sondern auch eine Vermehrung der Fingerstrahlen zu beobachten ist; er wird durch die Gattung Eurypterygius (Jaekel) repräsentiert. Der zweite Stamm umfaßt dagegen die Gattungen mit langen und schmalen Flossen, bei denen keine Vermehrung der Fingerstrahlen, sondern eine Verminderung derselben zu beobachten ist und die sich um die Gattungen Stenopterygius und Leptopterygius gruppieren. Beide Stämme sind meist unter dem Sammelnamen Ichthyosaurus zusammengefaßt worden, ein Vorgang, der die Erkenntnis der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Ichthyosaurier sehr erschwert hat.

Da die Ichthyosaurier ein oberes, aber kein unteres Schläfenfenster besitzen, so müssen sie, da die Ausbildung dieses Temporal-

fensters zweifellos schon bei ihren terrestrischen oder halbaquatischen Vorfahren eingetreten sein muß, als die Nachkommen einer Reptilgruppe betrachtet werden, bei der sich solche Schläfenfenster vorfanden. Sie sind wohl in letzter Linie auf die Cotylosaurier zurückzuführen, doch fehlt uns einstweilen die Kenntnis von den Bindegliedern zwischen den Cotylosauriern und den ältesten Ichthyosauriern der Triasformation gänzlich; diese Übergangsformen sind in permischen Ablagerungen zu erwarten. Die Blütezeit der Ichthyosaurier fällt in die Liasformation, aus der wir eine große Zahl verschiedener Ichthyosaurier kennen; sie werden im oberen Jura seltener, noch seltener in der Kreideformation. Aus der Tertiärzeit ist kein einziger Ichthyosaurierrest mehr bekannt, und die Ordnung scheint daher noch in der oberen Kreide erloschen zu sein. Aus dem oberen Lias von Holzmaden in Schwaben (Württemberg) kennt man mehrere mit der Haut und dem Mageninhalt erhaltene Exemplare. Die Tiere sind vivipar gewesen.

10. Ordnung: Sauropterygia.

Stellen die Ichthyosauria eine Gruppe der an das Wasserleben angepaßten Reptilien dar, die sich in ihren Anpassungen den Haifischen, vielen Knochenfischen und den Delphinen an die Seite stellt und deren Hauptmerkmal darin besteht, daß das Lokomotionsorgan durch die Schwanzflosse gebildet wird, so entsprechen die gleichfalls an das Meeresleben angepaßten Sauropterygier in ihrem Anpassungscharakter nicht dem Torpedotypus, sondern dem durch die Meeresschildkröten vertretenen Flachboottypus, bei dem die Lokomotion nicht durch die Schwanzflosse, sondern durch die Ruderschläge der Seitenflossen geschieht. Ein Unterschied im Anpassungstypus der Sauropterygier und Meeresschildkröten besteht jedoch darin, daß bei den letzteren die Lokomotion in erster Linie durch die Vorderflossen bewirkt wird, die an Größe die Hinterflossen bedeutend übertreffen, während bei den durch die Gattung Plesiosaurus (Fig. 588) gekennzeichneten Sauropterygiern die Lokomotion durch gleichmäßige Ruderschläge beider Seitenflossenpaare erfolgt zu sein scheint, was aus der fast genau gleichen Größe der beiden Flossenpaare hervorgeht. Keinesfalls hat der Schwanz der Sauropterygier bei der Lokomotion eine wesentliche Rolle gespielt, was aus seiner Kürze und sichtlichen Reduktion hervorgeht. Die Bewegungsart der Plesiosaurier ist am ehesten der der Seeschildkröten und außerdem der der lebenden Ohrenrobben (z. B. Otaria) zu vergleichen. Auch die Pinguine entsprechen demselben Lokomotionstypus. Ebenso wie die Ähnlichkeiten der Körperformen der Ichthyosaurier, Haie, Thunfische und Delphine nur als Konvergenzerscheinungen zu deuten sind, können auch die allgemeinen Ähnlichkeiten zwischen den Seeschildkröten und Sauropterygiern nur als Konvergenzen bewertet werten.

Unter den Sauropterygiern haben wir drei verschiedene Stammesreihen zu unterscheiden, die sich frühzeitig von einer gemeinsamen Ahnengruppe, die uns noch unbekannt ist, getrennt zu haben scheinen. Wahrscheinlich ist auch diese Gruppe schon im Perm entstanden, da wir in der Triasformation bereits hochspezialisierten Vertretern der Sauropterygier begegnen, die freilich primitiver sind als die Juraformen, aber doch von den Cotylosauriern durch weitgehende Spezialisationsunterschiede getrennt sind.

Die erste Stammesreihe der Sauropterygier wird durch die Trachelosauriden repräsentiert, von denen wir erst einen einzigen Vertreter aus der unteren Trias Deutschlands (Trachelosaurus Fischeri) kennen. Der Hals dieser Gattung ist sehr lang und umfaßt etwa 20 (?) Wirbel; die Rückenwirbel sind kleiner als die Halswirbel, ein Merkmal, durch das sich diese Gattung sehr bestimmt von den übrigen Sauropterygiern unterscheidet. Ein weiterer Unterschied zwischen den Trachelosauriden und den sehr primitiven Nothosauriden liegt in der Art der Gelenkverbindung der Halswirbel, die bei den ersteren sehr fest, bei den letzteren dagegen sehr locker ist. Die Trachelosauriden scheinen daher einen blind endigenden Seitenzweig des Sauropterygierstammes darzustellen.

Die Nothosauriden, die in der Trias Europas gefunden worden sind, sind im Gliedmaßenbau noch nicht so hoch wie die Plesiosauriden

Fig. 587. Rekonstruktion von Nothosaurus Andriani am Ufer des Muschelkalkmeeres. Im Vordergrunde links ein verendeter Ceratodus, auf den aasfressende Krebse (Pemphix Sueurii) zustreben, sowie einige leere Gehäuse von Ceratites (vgl. Fig. 317). (Nach *E. Fraas.*)

spezialisiert und sind daher wohl noch nicht ausschließliche Wasserbewohner gewesen. Stehen sie aber auch im Bau und in der Spezialisation der Gliedmaßen auf einer tieferen Stufe als die Plesiosaurier, so sind sie andererseits durch die Reduktion der bei den Plesiosauriern vorhandenen Jugalia sowie durch die Bildung eines weit nach hinten reichenden sekundären Gaumendaches höher spezialisiert als die Plesiosauriden, so daß sie nicht als die direkten Ahnen der Plesiosaurier betrachtet werden können. Am besten bekannt sind die Gattungen Lariosaurus (Trias der Lombardei) und Nothosaurus (Trias Deutschlands, Fig. 587).

Die Plesiosauriden besaßen einen plumpen, auf der Unterseite abgeflachten Körper, an dem seitlich vier fast gleichlange Ruderflossen standen. Die Elemente des Schultergürtels und des Beckengürtels bilden zusammen mit dem dichten Geflecht der dazwischen liegenden Haut-

rippen einen in funktioneller Hinsicht, aber nicht in morphologischer Beziehung dem Plastron der Schildkröten vergleichbaren Panzer (Fig. 588). In den Gliedmaßen sind die verschiedenen von den terrestrischen Vorfahren ererbten Elemente des Skelettes noch deutlich zu erkennen, wäh-

Fig. 588. Thaumatosaurus victor E. Fraas, ein Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg. — Körperlänge 3,44 m. — Original im Museum von Stuttgart. (Nach *E. Fraas*)

rend dies bei den Ichthyosauriern nur mehr in beschränktem Maße möglich ist, da sowohl die Knochen des Unterarmes, der Carpus, Metacarpus und die Phalangen wie auch die entsprechenden Elemente des Hinterbeines in ihrer allgemeinen Gestalt untereinander so ähnlich geworden sind, daß ihre Bestimmung große Schwierigkeiten bereitet. Das Gebiß der Plesiosaurier zeigt vorwiegend Anpassungen an eine durophage Lebensweise; die Nahrung der Tiere scheint hauptsächlich aus hartschaligen Mollusken bestanden zu haben. Der Hals der meisten Gattungen ist lang und enthält z. B. bei Muraenosaurus 44. bei der Gattung Elasmosaurus aus der oberen Kreide Nordamerikas sogar 76 Halswirbel, wobei sich die Halslänge zur Körperlänge (3 m) wie 23:9 verhält. Bei einer anderen Gattung aus der oberen Kreide Nordamerikas ist der Hals dagegen sehr kurz und besteht nur aus 13 Wirbeln (bei Brachauchenius).

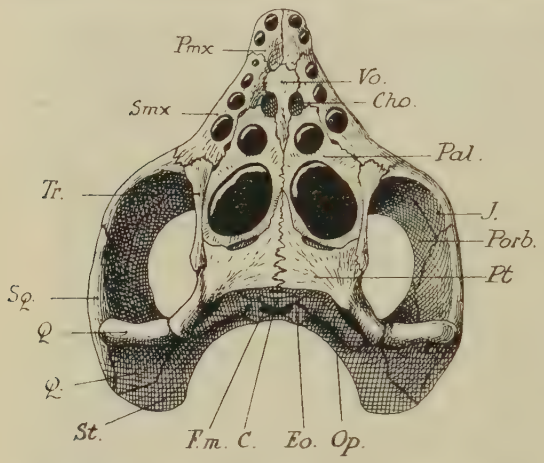


Fig. 589. Rekonstruktion der Unterseite des Schädels von Cyamodus tarnowitzensis, Gürich, aus der mittleren Trias Oberschlesiens. Ungefähr ½ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*) *Op.* = Opisthoticum (Paroccipitale). Erklärung der übrigen Bezeichnungen auf S. 360.

11. Ordnung: Placodontia.

Die Placodontia sind mit den Sauropterygiern sehr nahe verwandt und stellen einen an dieselbe Lebensweise angepaßten Stamm dar,

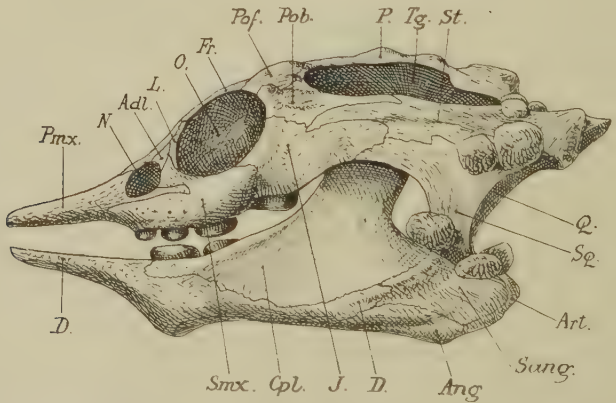


Fig. 590. Seitenansicht des Schädels und Unterkiefers von Placochelys placodonta Jkl., aus der oberen Trias (Keuper) bei Veszprém in Ungarn, ½ nat. Gr. — Erklärung der Knochenbezeichnungen vgl. S. 360. (Nach *O. Jaekel.*)

der sich vor allem durch den Bau des Schädels und die großen, zu Reibplatten umgeformten Zähne unterscheidet, die eine weitgehende Anpassung an die durophage Nahrungsweise beweisen. Die Placodontier

sind bisher nur aus der Trias Deutschlands und Ungarns bekannt (Placodus, Cyamodus [Fig. 589] aus der Trias Deutschlands, Placochelys [Fig. 590] aus der Trias Ungarns).

Ein vorzüglich erhaltenes Skelett von Placodus aus dem Muschelkalk von Heidelberg hat darüber Aufschluß gebracht, daß dieses Reptil, das im Gegensatz zu den anderen Placodontiern sich wahrscheinlich meist auf dem Lande aufgehalten haben dürfte, wie aus der Gestalt des Femurs hervorgeht, einen sehr starken, an die Schildkröten erinnernden Bauchpanzer besaß, der aus zahlreichen „Hautrippen" bestand, deren Mittelstücke rechtwinklig eingeknickt erscheinen und auf der Außenseite im Gegensatze zu den kürzeren Verbindungsstücken grob granuliert sind. Der Schwanz von Placodus war lang, der Brustgürtel ungewöhnlich kräftig (F. Drevermann, 1922).

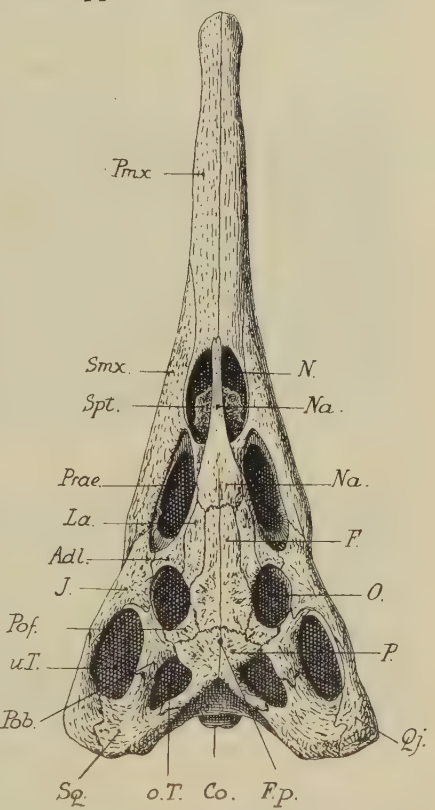


Fig. 591. Rekonstruktion des Schädels von Mesorhinus Fraasi Jaek., aus der unteren Trias (mittlerer Buntsandstein) von Bernburg, Oberansicht in etwa 1/6 nat. Gr. (Erklärung der Knochenbezeichnungen siehe S. 360.) (Nach *O. Jaekel.*)

12. Ordnung: Parasuchia.

In dem allgemeinen Anpassungscharakter erinnern die in diese Ordnung zu stellenden Formen an die Krokodile, von denen sie sich jedoch durch eine Reihe morphologischer Merkmale sehr bestimmt unterscheiden. Die wichtigsten Gattungen bilden die Familie der Phytosauriden (z. B. Phytosaurus und Mystriosuchus, beide aus der oberen Trias Deutschlands). Während bei den Krokodilen der Hauptteil der verlängerten Schnauze von den Supramaxillaria aufgebaut wird und die äußeren Nasenlöcher am Vorderende der Schnauze liegen (vgl. S. 386), besteht die verlängerte Schnauze der Phytosauriden fast ausschließlich aus den Praemaxillaria, und die Nasenöffnungen sind nach hinten gegen das Schädeldach zu verschoben, ein Beweis dafür, daß diese Tiere beim Schwimmen eine andere Körperhaltung als die Krokodile besessen haben müssen. Das Schädeldach ist außer von den Nasenlöchern und Augenhöhlen sowie dem kleinen Parietalforamen noch von drei Paaren Fenstern durchbrochen, den Präorbitalfenstern (zwischen Nasenlöchern und Augenhöhlen), den äußeren und den inneren (unteren und oberen) Schläfenfenstern. Der primitivste Phytosauride ist Mesorhinus aus der unteren Trias Deutschlands (Fig. 591), spezialisierte Typen Phytosaurus (= Belodon, Fig. 592) und Mystriosuchus (Fig. 593) aus der oberen Trias Deutschlands. Der letztere ist vielleicht das Weibchen von Phytosaurus; Ph. (Belodon) Kapffii weist in der Schnauzenregion weitgehende Kallusbildungen nach

verheilten Verletzungen (Bissen) auf, die sich die Männchen in der Paarungszeit beigebracht haben dürften. Der Rücken von Phytosaurus war mit querstehenden Knochenplatten von Schienenform gepanzert.

13. Ordnung: Pseudosuchia.

Die Pseudosuchia stehen den Parasuchiern nahe, unterscheiden sich aber von ihnen dadurch, daß sie nicht wie jene an das Wasserleben, sondern an das Landleben angepaßt waren. Diese Spaltung der Parasuchier und Pseudosuchier scheint von einer gemeinsamen Ahnengruppe aus schon in der Permzeit geschehen zu sein, wie denn überhaupt die Verzweigung des Reptilienstammes in seine Hauptäste schon an der oberen

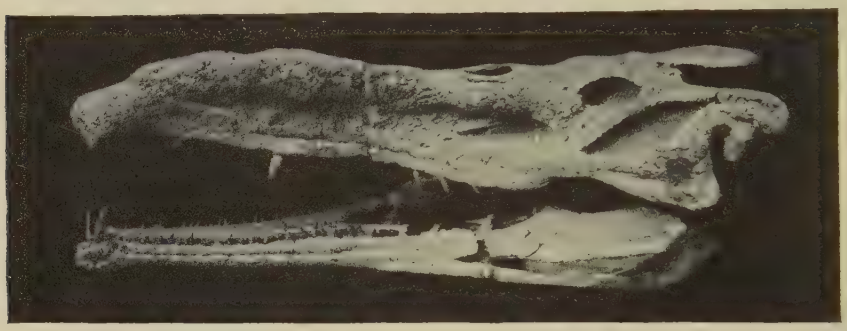


Fig. 592.

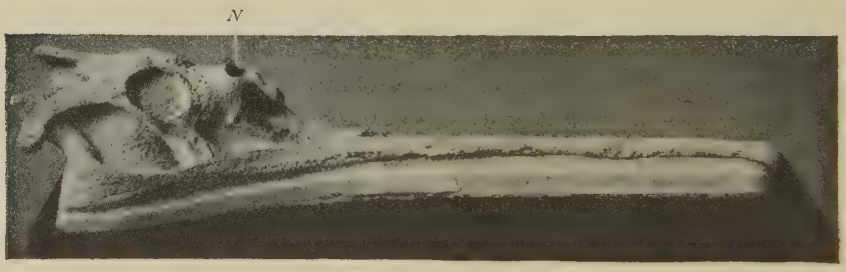


Fig. 593.

Fig. 592. Phytosaurus Kapffii Fraas, aus der oberen Trias der Gegend von Stuttgart. Schädel von links gesehen, etwa $^1/_7$ nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*) Fig. 593. Mystriosuchus planirostris H. v. Mey., aus der oberen Trias (Stubensandstein) von Aixheim in Schwaben; Schädel von rechts gesehen, ungefähr $^1/_6$ nat. Gr. (Nach *F. Drevermann.*) *N* = die nach hinten verschobene Nasenöffnung.

Grenze des Paläozoikums erfolgt sein dürfte. Die Pseudosuchia, deren Merkmale erst in der letzten Zeit durch ein genaueres Studium einiger Gattungen klarer erkannt worden sind, scheinen eine große stammesgeschichtliche Bedeutung zu besitzen, da sie aller Wahrscheinlichkeit nach die Ahnengruppe der Krokodile und der „Flugsaurier", der Saurischier, Ornithischier und Vögel darstellen; wenigstens sprechen all Vergleiche zwischen diesen Gruppen dafür, daß ihre Wurzel in Formen zu suchen ist, die den Pseudosuchiern entsprechen würden.

Die Merkmale des Schädels bestehen in einer großen Zahl von Durchbruchsöffnungen oder „Fenstern" des Schädeldaches, deren Zahl mit der bei den Parasuchiern beobachteten übereinstimmt. Besonders wichtig in stammesgeschichtlicher Hinsicht sind die Gattungen Euparkeria (Fig. 594) aus der Trias der Kapkolonie und Ornithosuchus aus der

Trias Englands. Hierher gehört auch Aëtosaurus aus der oberen Trias Deutschlands sowie eine wahrscheinlich arborikole Type (Scleromochlus aus der Trias Schottlands) mit langen Springbeinen (Fig. 595) wie bei der lebenden Lacertiliergattung Otocryptis.

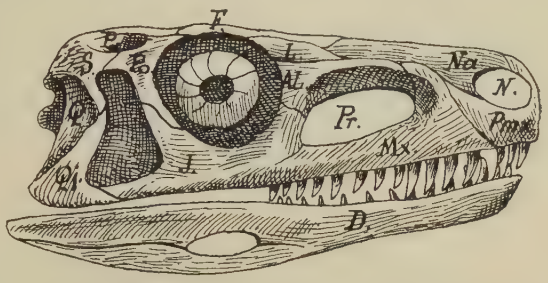


Fig. 594. Euparkeria capensis Broom, ein Pseudosuchier aus der Trias der Kapkolonie. (Nach *R. Broom*, 1913, umgezeichnet von *G. Heilmann*, 1916.)

14. Ordnung: Crocodilia.

Die Krokodile sind eine der wenigen Reptiliengruppen, die noch heute am Leben sind; freilich ist ihre Blütezeit längst vorüber, und es sind nur die letzten Ausläufer eines früher sehr formenreich gewesenen Stammes, die sich in die Gegenwart gerettet haben. Ihre Verbreitung ist vorwiegend an Sümpfe, Seen und Ströme gebunden gewesen, aber einzelne Formenreihen haben sich an das Meeresleben angepaßt, wie die Teleosauriden und die Geosauriden der Juraformation. Heute werden Krokodile nur selten an der Meeresküste angetroffen; zuweilen werden Krokodile durch Meeresströmungen weit auf das hohe Meer verschlagen, wie ein Exemplar des auf Java heimischen Leistenkrokodils (Crocodilus porosus), das 700 Seemeilen von Java entfernt bei den Kokosinseln erlegt wurde.

Fig. 595. Rekonstruktion des Pseudosuchiers Scleromochlus Taylori A. S. Woodw., aus der Trias Schottlands (Lossiemouth bei Elgin), in ½ nat. Gr. (Originalzeichnung.)

Die gemeinsamen Kennzeichen aller Krokodile bestehen in der Vereinigung der beiden an der Schnauzenspitze stehenden Nasenlöcher zu einer einzigen Öffnung; sekundär kann sich wieder eine Scheidewand bilden, die aber auf anormalem Wege zustande kommt (durch zwei Zapfen der Zwischenkiefer oder durch Fortsätze der Nasalia). Die hinteren Nasenöffnungen (Choanen) werden im Laufe der Stammesgeschichte weit nach hinten verlagert, und zwar kommt diese Verschiebung durch die Bildung eines sekundären Gaumendaches zustande, das von den Supramaxillaria und Palatina aufgebaut wird. Bei den am höchsten spezialisierten Krokodilen nehmen auch noch die Pterygoidea an der Bildung dieses Daches Anteil. Die Präorbitalfenster (ein von den Vorfahren ererbtes Merkmal) verschwinden im Laufe der Stammesgeschichte. Man hat früher verschiedene systematische Gruppen unterschieden, die aber nur Stufen einer einheitlichen Entwicklungsreihe darstellen und die Stammeslinien der Krokodile durch unnatürliche Schnitte zerreißen würden, weshalb sie besser in einem einzigen Hauptstamm vereinigt

bleiben, innerhalb dessen verschiedene Familien zu unterscheiden sind. Auch die Länge der Schnauze, in der man früher ein wichtiges Kriterium

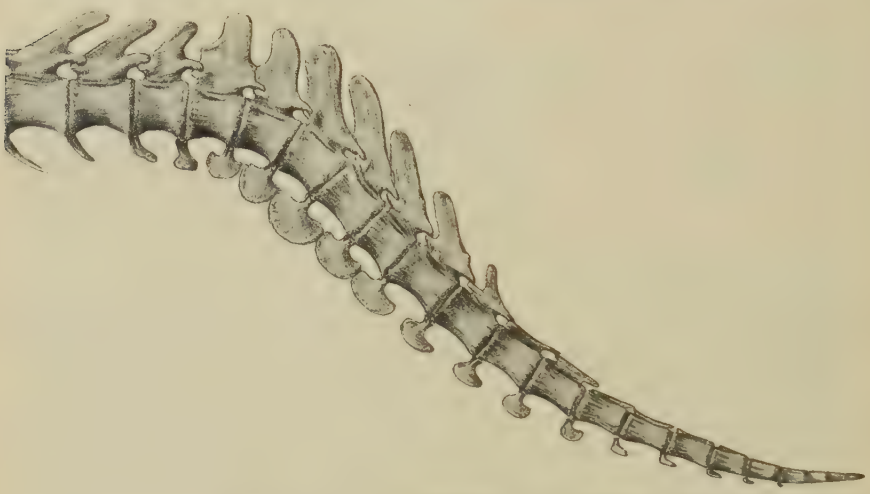


Fig. 596. Das nach unten abgebogene Ende der Wirbelsäule von Geosaurus suevicus Fraas, aus dem weißen Jura Schwabens, in ½ nat. Gr. (Nach *E. Fraas.*)

für die stammesgeschichtliche Stellung der einzelnen Gruppen zu sehen vermeinte (man hat „Brevirostres" und „Longirostres" unterschieden), ist zu einer Unterscheidung ungeeignet, da in den verschiedenen Familien Veränderungen in dieser Hinsicht ganz unabhängig vor sich gegangen sind.

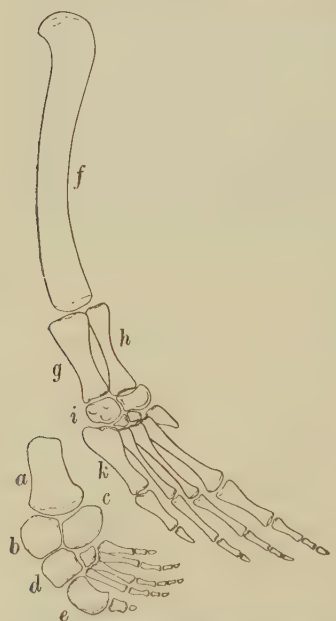


Fig. 597. Geosaurus suevicus, ein Meerkrokodil aus dem Tithon Bayerns. Linke Vorder- und Hintergliedmaße, *a* = Humerus, *b* = Radius, *c* = Ulna *d* = Handwurzelknochen, *e* = Metacarpale und die zwei Glieder des ersten Fingers, *f* = Femur, *g* = Tibia, *h* = Fibula, *i* = Tarsalia, *k* = Metatarsale der ersten Zehe. (Nach *E. Fraas.*)

Die Entstehung der Krokodile dürfte schon in der Trias erfolgt sein; alle älteren Typen sind langschnauzig, kurzschnauzige Formen erscheinen zuerst im oberen Jura. Die ersten fossilen Krokodile sind in Liasablagerungen gefunden worden. Die älteren Gattungen besitzen ausnahmslos amphicoele, die jüngeren procoele Wirbel.

Eine hochgradig an das Schwimmen im Meere angepaßte Familie sind die Teleosauriden, die ihre Blüte im Jura erreichten, aber noch im Eozän Afrikas lebten. Ihr Schädel war gavialähnlich gestaltet, die Arme zu kleinen Stummeln reduziert, während die Hinterbeine als Ruderflossen den Schwanz bei der Fortbewegung unterstützten. Eine zweite, gleichfalls an das Leben im Meere angepaßte Familie ist die der Geosauriden, bei denen der Schwanz eine Flosse trug, die ähnlich wie bei den Ichthyosauriern durch das nach unten abgeknickte Schwanzende gestützt wurde (Fig. 596). Der Körper war

bei den Geosauriden im Gegensatz zu den noch gepanzert gewesenen Teleosauriden vollkommen nackt, die Vorderflossen sehr stark und in eigentümlicher Weise reduziert und viel kleiner als die Hinterbeine, wie Geosaurus aus dem oberen Jura Deutschlands zeigt (Fig. 597).

Die ersten echten Crocodiliden erscheinen im Wealden (Unterkreide) Englands; Crocodilus ist zuerst in der oberen Kreide nachgewiesen worden. Die ältesten Gavialiden wurden in der oberen Kreide Nordamerikas gefunden; sie unterscheiden sich nur geringfügig von den lebenden Formen.

15. Ordnung: Rhamphorhynchoidea.

Die Rhamphorhynchoidea bilden die erste Gruppe der zu Hautflüglern gewordenen „Flugsaurier", die früher mit den Pterodactyloidea allgemein in eine einheitliche Ordnung vereinigt wurden. Zweifellos liegen die Wurzeln beider Stämme in derselben Ahnengruppe baumbewohnender Reptilien, aber beide Stämme, die Rhamphorhynchoidea

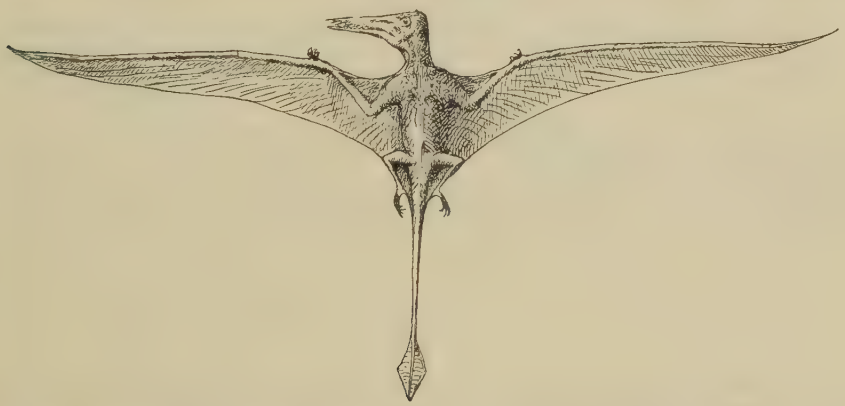


Fig. 598. Rekonstruktion von Ramphorhynchus Gemmingi H. v. Mey., aus dem Tithon Bayerns, etwa in $^1/_6$ nat. Gr., von der Dorsalseite gesehen. (Originalzeichnung.)

und die Pterodactyloidea, haben von Anfang an getrennte Bahnen eingeschlagen und sich auf ganz verschiedenen Wegen an das Fliegen angepaßt. Bei den Rhamphorhynchoidea, die durch die Gattung Rhamphorhynchus (nur aus dem oberen Jura Bayerns und Württembergs bekannt, Fig. 598) gekennzeichnet werden, spielt der Schwanz eine sehr wichtige Rolle beim Fluge als Steuerorgan, und auch die Flügel sind in eigenartiger Weise (als lange, spitze, beim Fluge unbeweglich gehaltene Tragflächen) ausgebildet; die Flugweise entspricht der eines „Drachenfliegers", während die durch Pterodactylus (Tithon Bayerns, Fig. 599, 600) vertretene Gruppe der Pterodactyloidea ursprünglich nur Formen umfaßte, die einen Flatterflug ausführten, wobei der Schwanz keine Funktion ausübte und verkümmerte. Beiden Gruppen ist jedoch, neben anderen Merkmalen, die einen gemeinsamen Ursprung beweisen, die gleiche Ausbildung des vierten Fingers zu einem Flugfinger gemeinsam, während die drei vorderen Finger verkümmerten und nur mehr zum Ankrallen an Felsen oder Bäume dienten; der fünfte Finger ist in beiden Stämmen verloren gegangen. Der erste Finger umfaßt 2, die weiteren 3, 4, 4 Phalangen (der vierte nur 4, da die fünfte oder Krallenphalange verloren gegangen ist). Der Metacarpus der Rhamphorhynchoidea ist sehr kurz

(stets kürzer als der halbe Vorderarm), während er bei den Pterodactyloidea die Länge des halben Vorderarmes stets übertrifft, ja häufig viel länger als der ganze Unterarm ist (Fig. 600, 601). Ein weiterer Unterschied beider Stämme besteht in der verschiedenen Ausbildung der

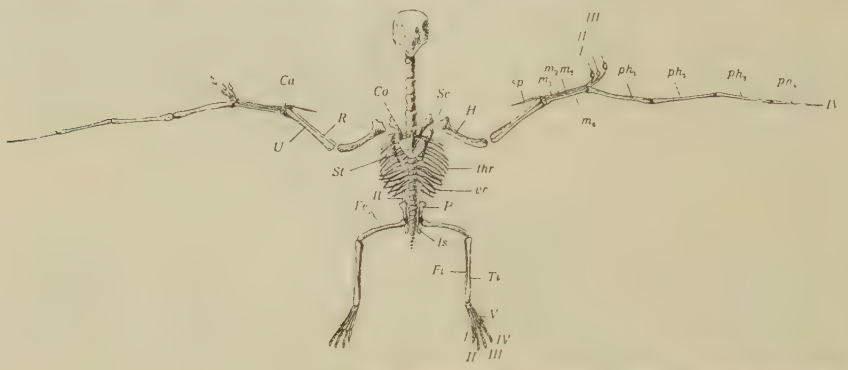


Fig. 599. Skelettrekonstruktion von Pterodactylus spectabilis H. v. Mey., aus dem Tithon von Eichstätt in Bayern, etwa $^3/_5$ nat. Gr. — (Nach *O. Abel*, 1912.) *Ca* = Carpalknochen, *Co* = Coracoid, *Fe* = Femur, *Fi* = Fibula, *H* = Humerus, *Il* = Ilium, *Is* = Ischium, m_1—m_4 = Metacarpalia 1—4, *P* = Pubis, ph_1—ph_4 = Phalangen des Flugfingers, *R* = Radius, *Sc* = Scapula, *sp* = Spannknochen (Sesambein), *St* = Sternum, *thr* = Thorakalrippen, *Ti* = Tibia, *U* = Ulna, *vr* = Hautrippen, *I*—*V* = 1.—4. Finger, 1.—5. Zehe.

fünften Zehe, die bei den Rhamphorhynchoidea an der Spannung der Haut zwischen Schwanz und Hinterbeinen ebenso beteiligt ist wie der vom Calcaneus der Fledermäuse entspringende Sporn, während bei den Pterodactyloidea die fünfte Zehe verkümmert ist. Der Schädel von

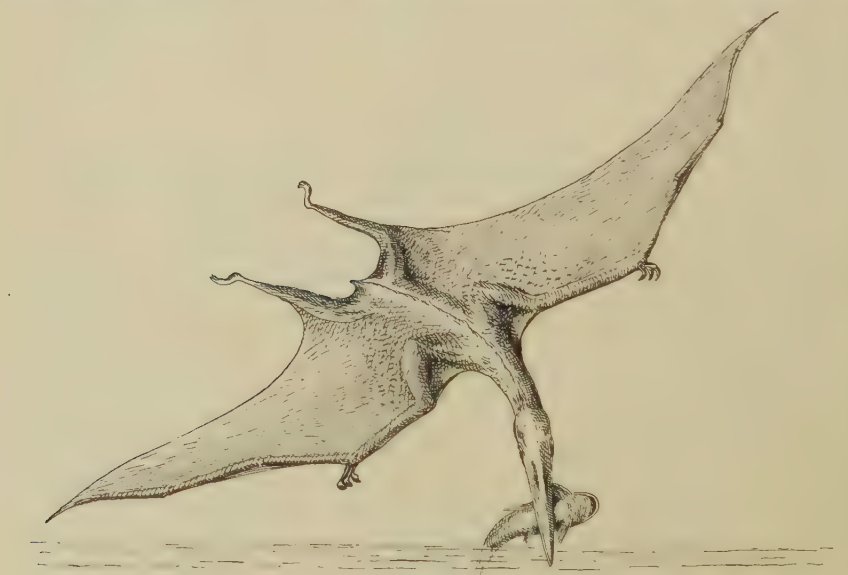


Fig. 600. Rekonstruktionsbild eines fliegenden Pterodactylus, an der Oberfläche des Meeres jagend. (Stark verkleinert. — Nach *O. Abel*, 1919.)

Rhamphorhynchus trug lange, spitze, schräge nach vorne gerichtete Zähne (Fig. 598).

Die Spaltung der baumbewohnenden Ahnengruppe in die beiden nahe verwandten Ordnungen der Rhamphorhynchoidea und Ptero-

dactyloidea findet ihr Gegenstück in der Spaltung in die Sauropterygier und Placodontier, sowie in die Saurischier und Ornithischier. Derartige Gabelungen in zwei oder mehrere mehr oder weniger sich parallel entwickelnde Zweige scheinen im Laufe der Geschichte der Tierwelt sehr häufig eingetreten zu sein.

Die ersten Vertreter der Rhamphorhynchoidea erscheinen in der Trias der Lombardei (Tribelesodon), weitere im Lias Englands und Deutschlands. Die jüngste Gattung ist Rhamphorhynchus (oberer Jura).

16. Ordnung: Pterodactyloidea.

Von den wichtigsten Unterschieden dieser Ordnung von der vorhergehenden war bereits die Rede. Für alle Angehörigen dieser Ordnung ist die Reduktion des Schwanzes bezeichnend. Die älteren Gattungen, die wir bis zum Lias zurückverfolgen können, waren Flatter-

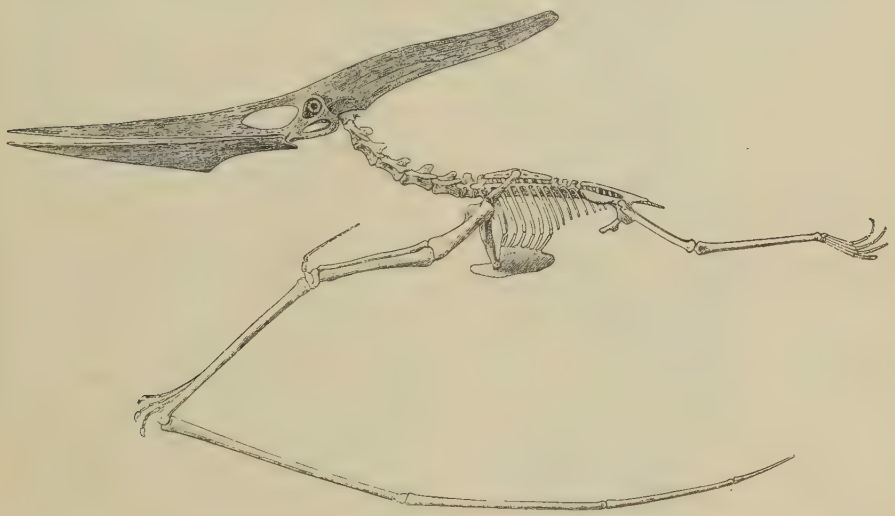


Fig. 601. Pteranodon ingens Marsh. Auf Grund verschiedener Individuen restauriertes Skelett. (Schädellänge der größten Exemplare ungefähr 2 m. — Nach *G. F. Eaton*).

flieger; sie konnten ihren Flugfinger zusammenlegen, während die Rhamphorhynchoidea denselben stets steif trugen. In der Kreideformation erreichten einzelne hochspezialisierte Gattungen bedeutende Körperdimensionen; Pteranodon aus der oberen Kreide Nordamerikas erreichte eine Flügelspannweite von über 8 m. Diese Gattung konnte, wie aus dem Bau des ganzen Skelettes zu erschließen ist, keinen Flatterflug mehr ausführen, sondern war ein passiver Drachenflieger, ähnlich wie der Albatros, und auch die Lebensweise dieses riesigen Flugreptils scheint dieselbe wie die der lebenden Albatrosse und Fregattvögel gewesen zu sein. Die Kiefer waren zahnlos, im Gegensatz zu den Kiefern der älteren Gattungen dieser Ordnung; der Schädel von Pteranodon lief hinten in einen langen, dünnen Kamm aus, der beim Fluge als Seitensteuer gedient haben dürfte. Die Hinterbeine waren lang und schlank und dienten, beim Fluge dicht aneinandergelegt, als Spreizen der Flughäute. Die Halswirbel sind sehr groß, viel größer als die rudimentären Brustwirbel, die untereinander zu einem „Notarium“ verschmolzen waren, an dem die Scapula einlenkte, und zwar an der Medianplatte,

die aus der Verschmelzung der Neurapophysen von sechs Brustwirbeln gebildet wurde. Das Becken und der Beckenausgang sind im Verhältnis zu den riesigen Dimensionen des Tieres sehr klein gewesen, so daß der Gegensatz zwischen dem aus dem Ei geschlüpften Jungen und dem erwachsenen Tier ein sehr großer gewesen sein muß (Fig. 601).

17. Ordnung: Saurischia.

Die Pseudosuchier stellen nach unseren bisherigen Untersuchungen die Stammgruppe einer Reihe verschiedener Reptilienstämme dar, die sich in der Permzeit von ihnen abgezweigt haben. Zu den wichtigsten dieser Gruppen gehören die Saurischier, Ornithischier und Vögel.

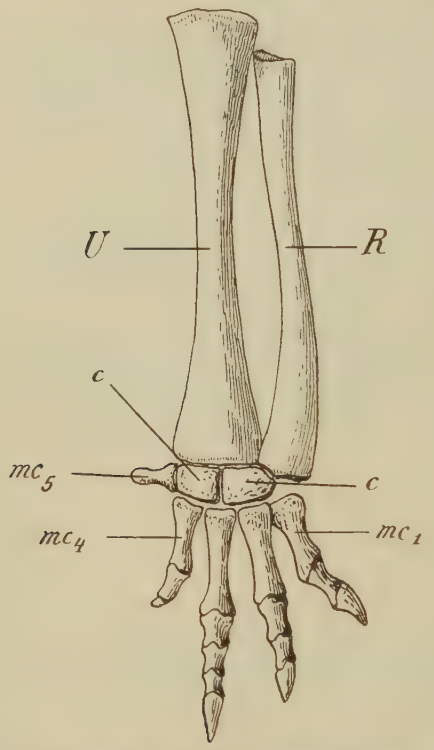


Fig. 602. Rechte Hand von Hypsilophodon Foxi Huxley, einem arborikolen, bipeden Ornithischier aus dem Wealden der Insel Wight. — ¾ nat. Gr. *U* = Ulna, *R* = Radius, *c*, *c* = Carpalia, *mc* = Metacarpalia. (Nach *O. Abel.*)

Man pflegt auch heute noch vielfach, obwohl die getrennte Entwicklung der Saurischia und Ornithischia erwiesen ist, die beiden Ordnungen wie zu der Zeit, als man noch die beiden Stämme als einheitliche Gruppe ansah, unter dem Begriff der „Dinosaurier" zusammenzufassen.

Die Ahnen dieser drei Gruppen sind ursprünglich ohne Zweifel vierfüßig (quadruped) gewesen. Verschiedene Merkmale sprechen jedoch dafür, daß sich aus diesen Formen, die eine terrestrische Lebensweise führten, Formen entwickelten, die zum Leben auf Bäumen übergingen und bei dieser Lebensweise eigenartige Umformungen erwarben. Zu diesen gehört in erster Linie die Ausbildung der Hand zu einer Greif- und Kletterhand, wobei die hinteren Finger (der fünfte und vierte) rudimentär wurden, während sich der zweite verlängerte und der erste verstärkte. Dieser Typus findet sich nicht nur bei den Vögeln im Flügelskelett erhalten, sondern ist auch für die rein terrestrischen, biped gewordenen Formen bezeichnend, die wir ebenso wie jene, die biped waren und später wieder zur quadrupeden Gangart zurückkehrten, in der Gruppe der Saurischier zusammenfassen. Eine weitere Anpassung, welche die einerseits zu den Saurischiern, andererseits zu den Vögeln führende Ahnengruppe während des Baumlebens erwarb, ist die Fähigkeit, die Großzehe den übrigen Zehen gegenüberzustellen und auf diese Weise eine Greifzange zu bilden. In dem Maße, als sich die Hand zu einem Greifwerkzeuge ausgestaltete, verlor sie ihre Bedeutung als Lokomotionsapparat, und die Aufgabe der Lokomotion wurde allmählich ausschließlich den Hinterbeinen überwiesen. Es ist also anzunehmen,

daß die Bipedie der Dinosaurier und Vögel während des Baumlebens in analoger Weise wie bei dem lebenden Koboldmaki (Tarsius spectrum) entstand, der eine ausschließlich arborikole, bipede Lebensweise führt; sonst ist die Bipedie eine Anpassung an das Leben in Steppen und Wüsten. So ist auch wahrscheinlich die Bipedie der Ornithischier entstanden, deren Hand- und Fußbau keine Anhaltspunkte für eine arborikole Lebensweise der Vorfahren gewähren; der wahrscheinlich arborikol gewesene kleine Ornithischier Hypsilophodon aus der unteren Kreide

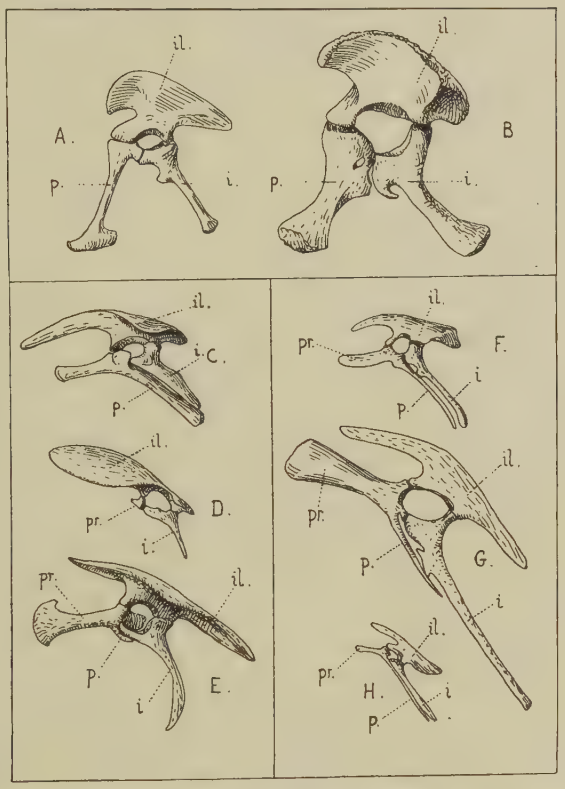


Fig. 603. Beckenformen verschiedener Saurischier und Ornithischier. Fig. B in $^1/_{75}$, alle übrigen Figuren in $^1/_{45}$ nat. Gr. (Mit Benützung einer Zeichnung von *W. D. Matthew*.)

Saurischia { A. Antrodemus (Jura), B. Brontosaurus (Jura),

Ornithischia { C. Stegosaurus (Jura), D. Ankylosaurus (Oberkreide), E. Triceratops (Oberkreide), F. Camptosaurus (Jura), G. Trachodon (Oberkreide), H. Thescelosaurus (Oberkreide),

pr = Processus pseudopectinealis, *p* = Pubis, *i* = Ischium, *il* = Ilium.

der Insel Wight, dessen Handbau (Fig. 602) demselben Schema wie der Handtypus der theropoden Saurischier folgt, scheint eine Ausnahme zu bilden und diese Anpassungen, zu denen noch die Opponierbarkeit der Großzehe tritt, abweichend von seinen Verwandten erworben zu haben. Hypsilophodon ist jedoch allem Anscheine erst nach Durchlaufung einer terrestrischen Vorstufe, ähnlich wie das lebende Baumkänguruh, zur Arborikolie übergegangen.

Die beiden von den Pseudosuchiern abgezweigten Gruppen der Saurischia und Ornithischia unterscheiden sich aber außerdem noch

durch die verschiedene Nahrungsweise, die aus dem Bau und der Gestalt der Zähne zu erschließen ist. Die Saurischier sind ursprünglich karnivor gewesen; ein Zweig derselben, die Theropoden, ist karnivor geblieben wie ihre Stammgruppe, die wir als die Pachypodosauria zusammenfassen, ein anderer Zweig ist aber frühzeitig zu einer omnivoren Nahrungsweise übergegangen. Dagegen sind die Ornithischia ausschließlich herbivor gewesen. Die Saurischier und Ornithischier sind daher als getrennte Ordnungen anzusehen, die zwar in einer gemeinsamen Wurzel, den Pseudosuchiern, zusammenlaufen, aber von allem Anfang an getrennte Entwicklungswege eingeschlagen haben; die Trennung in zwei Stammeslinien ist schon für die Zeit des Pseudosuchierstadiums anzunehmen.

Fig. 604. Rekonstruktion des Skelettes von Podokesaurus holyokensis Talb., stark verkleinert. (Trias von Connecticut, N.-Am. — Nach *G. Heilmann*.)

Zu den wichtigsten morphologischen Merkmalen der Saurischier gehört der Bau des Beckens (Fig. 603). Bei den Saurischiern sind die Schambeine nach vorne gerichtet, schlank und zuweilen in der Mittellinie verwachsen, bei den Ornithischiern ist dagegen das Becken dadurch in hohem Grade vogelähnlich geworden, daß sich unter das zu einem langen, schlanken Stabe umgestaltete Ischium ein zweiter Knochenstab schiebt, der bei den Vögeln, wie aus der ontogenetischen Entwicklung hervorgeht, sicher dem sonst nach vorne gerichteten Pubis der übrigen Reptilien (und so auch dem der Saurischier) homolog ist. Die Frage, ob auch bei den Ornithischiern dieser unter dem Ischium liegende Knochenstab dem Pubis homolog ist oder eine nur gleichartig funktionierende Neubildung darstellt, ob also, mit anderen Worten, eine Homologie oder eine Konvergenzerscheinung vorliegt, ist viel umstritten und noch immer nicht vollkommen klargestellt. Sicher ist es, daß der am Vorderende des Beckens stehende Fortsatz vor dem Aceta-

bulum (der Gelenkpfanne für den Oberschenkelknochen) bei den Vögeln vom Ilium entspringt (Processus pectinealis), während er bei den Ornithischiern vom Pubis gebildet wird (Processus pseudopectinealis nach der Bezeichnung Nopcsas, Pubis nach anderen Autoren). Sicher ist

Fig. 605. (Nach *F. von Huene.*)

ferner, daß das Becken der Ornithischier und der Vögel in genau derselben Weise funktioniert haben muß, während wir bei den gleichfalls bipeden Theropoden ebensowenig eine derartige Umformung des Beckens beobachten können, wie bei den biped gewordenen Säugetieren (z. B. Känguruh, Dipus, Tarsius usw.). Vor kurzem (Herbst 1923) sind in der

Mongolei Eier von Dinosauriern (drei Nester mit zusammen 25 Eiern) aufgefunden worden.

Während sich der Gehirnteil des Schädels bei den Ornithischiern und den Saurischiern ziemlich gleichartig verhält, ist der Gesichtsteil sehr verschieden gebaut. Infolge der herbivoren Nahrungsweise sind die Kieferpartien des Ornithischierschädels sehr stark umgebildet; die beiden Zwischenkiefer wurden zahnlos und bedeckten sich mit einer Hornscheide, während im Unterkiefer ein neuer Knochen, das Praedentale, am Vorderende der Symphyse (Verwachsungsregion der beiden

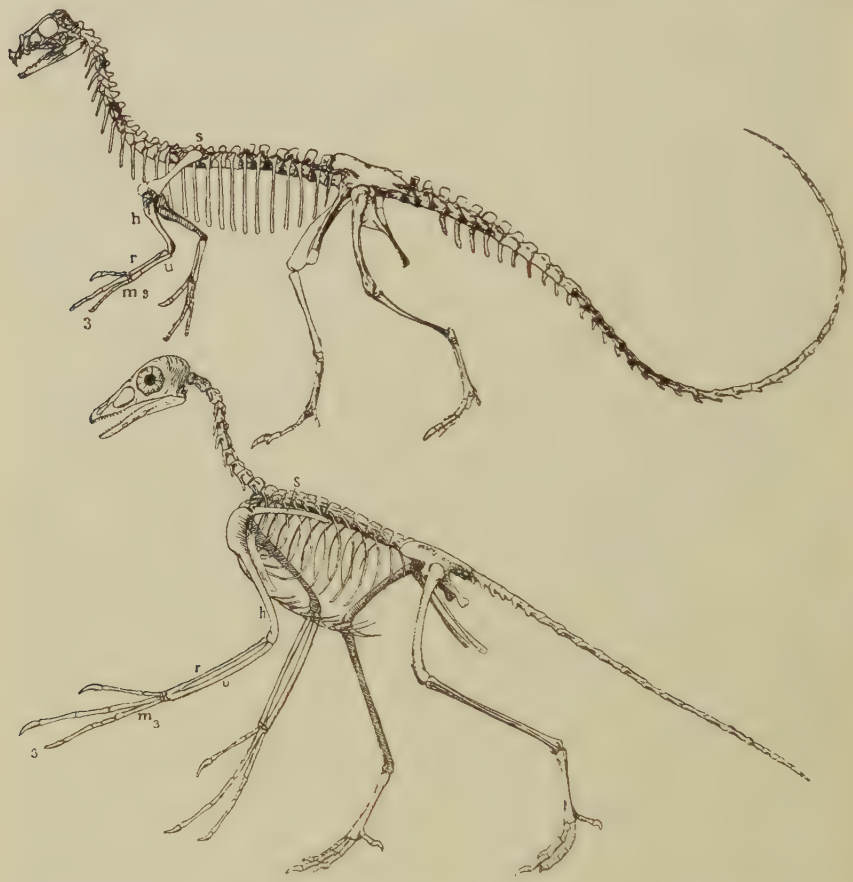


Fig. 606. Vergleich des Skelettes von Archaeopteryx Siemensii Dam. (*untere Figur*; vgl. Fig. 620 A) mit Ornitholestes Hermanni Osb., aus dem oberen Jura Nordamerikas (*obere Figur*). s = Scapula, h = Humerus, r = Radius, u = Ulna, m_3 = Metacarpale des 3. Fingers, 3 = dritter Finger. (Nach *G. Heilmann.*)

Unterkieferäste) auftrat. Wichtige Unterschiede zwischen beiden Gruppen bilden das Fehlen der für die Ornithischier bezeichnenden Sehnenverknöcherungen längs der Dornfortsätze der Wirbel bei den Saurischiern und das Fehlen der für die Saurischier bezeichnenden Hautrippen bei den Ornithischiern.

Die Saurischier werden in vier Gruppen geschieden:

Die erste Unterordnung (Coelurosauria) umfaßt mehrere Gattungen, die durch ihren auffallend leichten Knochenbau, den sehr langen Schwanz und die zu Sprungbeinen verlängerten Hinterbeine gekennzeichnet werden. Sie stellen einen Seitenzweig der Saurischier dar,

der von der Trias bis zur oberen Kreide bekannt ist. Die Tiere waren klein und erreichten durchschnittlich die Größe eines Marders. Bezeichnend für alle hierher gehörende Formen ist der stark verlängerte Metatarsus, die Reduktion der Großzehe und die Kleinheit der Arme. Ein Beispiel für eine Triasform ist Podokesaurus (Nordamerika, Fig. 604), für Juraformen Compsognathus (lithographischer Schiefer von Jachenhausen in der Oberpfalz, Fig. 605) sowie der zierliche Ornitho-

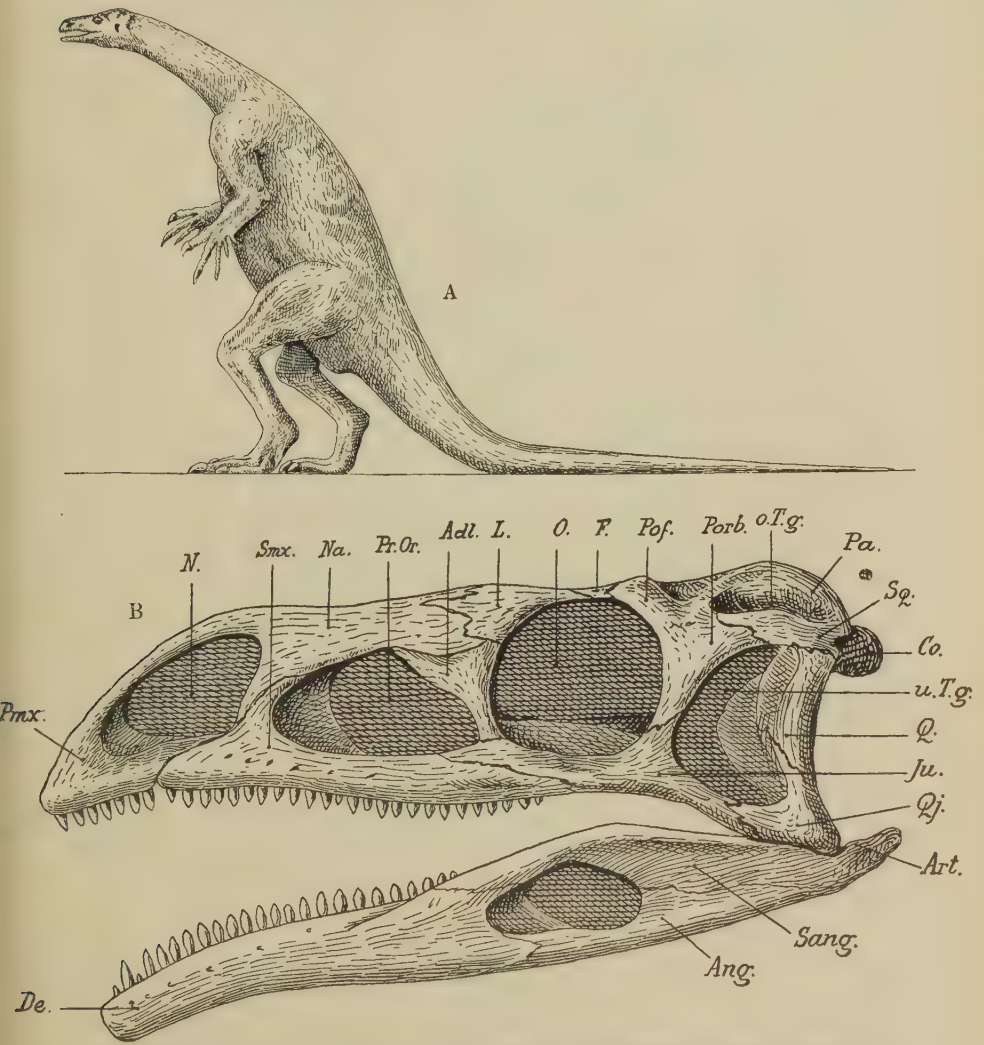


Fig. 607. A: Rekonstruktion von Plateosaurus in Schreit- und Abwehrstellung (nach *O. Abel*). B: Rekonstruktion des Schädels von Plateosaurus longiceps Jaekel, aus der oberen Trias von Halberstadt, $^1/_3$ nat. Gr. (Nach *O. Jaekel.*) — Erklärung der Knochenbezeichnungen auf S. 360.

lestes (Fig. 606). Der Handbau erinnert in hohem Grade an den der Vögel, wie ein Vergleich des Skelettes der letztgenannten Gattung mit Archaeopteryx, dem Urvogel aus dem oberen Jura, zeigt (Fig. 606).

Die zweite Unterordnung (Pachypodosauria) darf als die Stammgruppe der Theropoden und der Sauropoden betrachtet werden. Zu den älteren Vertretern gehört die Gattung Plateosaurus aus der

Trias Deutschlands (Fig. 607), deren Arten zum Teil stattliche Größe erreichten (der Oberschenkelknochen einer Art ist 1,17 m lang).

Die aus den Pachypodosauriern hervorgegangenen Theropoden haben sich zu Raubtieren entwickelt, die in einigen Gattungen, wie z. B. Tyrannosaurus rex aus der oberen Kreide Nordamerikas, eine riesige Größe (über 10 m) erreichten (Fig. 608). Schon im oberen Jura treten derartige Riesenformen auf (Antrodemus und Megalosaurus).

Fig. 608. Skelettkonstruktion von Tyrannosaurus rex Osb., aus der oberen Kreide Nordamerikas. (Nach *H. F. Osborn.*)

Bei der Familie der Spinosauriden waren die Dornfortsätze der Rückenwirbel außerordentlich lang und erinnern dadurch an die Wirbel der Sphenacodontiden und Edaphosauriden (vgl. S. 373).

Außer den bipeden Theropoden sind noch die quadrupeden Sauropoden aus den Pachypodosauriern hervorgegangen. Hierher gehören die riesenhaftesten Wirbeltiere aller Zeiten der Erdgeschichte, wenn wir von dem lebenden Blauwal absehen, dessen Körperlänge (bis 30 m)

Fig. 609. Rekonstruktion des Skelettes von Diplodocus Carnegiei Hatch., aus dem oberen Jura Nordamerikas. Skelettlänge etwa 22 m. (Nach *O. Abel*, 1909.)

noch die des Diplodocus (über 22 m) übertraf. Noch größer als Diplodocus scheint ein bisher noch unvollständig bekannter Vertreter dieser Unterordnung (aus Grenzschichten zwischen Jura und Kreide in Deutsch-Ostafrika) gewesen zu sein, da ein Halswirbel dieser Form 111 cm lang und 72 cm hoch ist.

Der Schädel dieser Sauropoden ist sehr klein gewesen; die Zähne waren lang und stiftförmig und sowohl zur räuberischen Nahrungsweise wie zum Zermahlen von Pflanzenkost ungeeignet. Die Tiere dürften sich von flottierenden Wasserpflanzen und verschiedenen Wasser-

tieren genährt haben. Die Gliedmaßen sind sehr kräftig und waren in der Stellung der Hauptabschnitte elefantenartig, d. h. sie trugen den

Fig. 610. Rekonstruktion von Brachiosaurus, einem sauropoden Dinosaurier mit einer Humeruslänge von 2,10 m (gegenüber einer solchen von Diplodocus mit 0,95 m). Atlantosaurus-Beds Nordamerikas und Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas (Oberer Jura). (Originalzeichnung.)

Körper wie Säulen. Man kennt mehrere Gattungen aus dem Jura und der Kreideformation, wie Diplodocus (Fig. 609), Brontosaurus, Brachiosaurus (Fig. 610) u. a.

18. Ordnung: Ornithischia.

Die ältesten Ornithischier, deren Unterschiede von den Saurischiern schon früher zur Sprache gekommen sind, waren ausnahmslos biped; später haben sich aus diesen bipeden Typen wieder quadrupede Formen entwickelt, und zwar ist diese sekundäre Rückkehr zur quadrupeden Gangart durch die Ausbildung von schweren Panzerbildungen, wie mächtigen Rückenplatten, z. B. bei Stegosaurus (Fig. 611), oder die Ausbildung eines vom Schädel nach hinten über die Nackengegend vorgebauten Nackenschildes, z. B. bei Triceratops (Fig. 612), veranlaßt worden. Zu den bekanntesten und am genauesten untersuchten Gattungen der Ornithischier (= Orthopoda) gehört Iguanodon (Fig. 613) aus der Unterkreide Belgiens, dessen größte Art (Iguanodon bernissartensis) eine Körperlänge von 10 m bei einer Höhe von 5 m (im auf-

gerichteten Zustand) erreichte. Zu den auffallendsten Erscheinungen im Körperbaue dieses Tieres gehört der zu einem Stachel umgeformte Daumen, während der nach hinten abgespreizte fünfte Finger den übrigen gegenübergestellt werden konnte. Das Tier war ein Pflanzen-

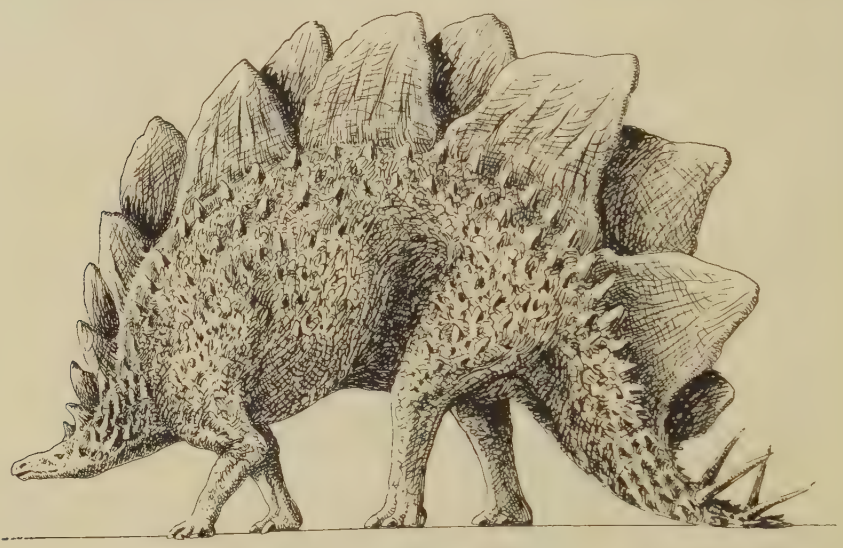


Fig. 611. Rekonstruktion von Stegosaurus ungulatus Marsh., aus dem oberen Jura Nordamerikas; Körperlänge 6—9 m. (Originalzeichnung.)

fresser, wie aus dem Charakter seines Gebisses mit Sicherheit zu erschließen ist (zahlreiche dichtgedrängte Zähne mit einheitlicher Kaufläche).

Die Gattung Trachodon ist vor allem durch die entenschnabelartige Form der Schnauze merkwürdig (Fig. 614). Das Tier scheint

Fig. 612. Rekonstruktion von Triceratops prorsus Marsh., aus der oberen Kreide Nordamerikas; Körperlänge bis 8 m. (Nach *O. Abel*, 1908.)

ein Wasserbewohner gewesen zu sein und die Nahrung nach Entenart zu sich genommen zu haben. Die Nahrung von Trachodon muß, aus dem Vorhandensein eines aus sehr zahlreichen Zähnen bestehenden Gebisses (vgl. S. 368) zu schließen, eine vorwiegend vegetabilische

gewesen sein, und man hat auch in der Magengegend eines Skelettes tatsächlich Pflanzenreste (Koniferennadeln und Blätter von Laubbäumen neben kleinen Samen und Früchten) gefunden. Aus der oberen Kreide

Fig. 613. Iguanodon bernissartensis Blgr., aus dem Wealden (Unterkreide) von Bernissart in Belgien. — Länge des Tieres fast 10 m. — Original im Museum in Brüssel. (Nach *L. Dollo.* 1883.)

Wyomings sind trefflich erhaltene Pseudomorphosen nach mumifizierten Leichen dieses Ornithischiers bekannt.

Die Gattung Stegosaurus, welche die Familie der Stegosauriden vertritt, ist im oberen Jura Nordamerikas gefunden worden. Sie ist durch den Besitz mächtiger, dreieckiger Panzerplatten gekennzeichnet, die längs der Rückenlinie in zwei Reihen standen und alternierten.

Der Schwanz war mit spitzen Stacheln bewehrt (Fig. 611). Die Körperlänge betrug 6—9 m.

Triceratops ist ein Vertreter der sehr eigenartig spezialisierten Ceratopsiden, die in der oberen Kreide Nordamerikas und Chinas gefunden worden sind. Der Schädel war mit mächtigen Stacheln bewehrt und der Nacken des herbivoren, in manchen Merkmalen an die Nashörner erinnernden Tieres durch eine starke Nackenplatte geschützt. Die Körperlänge betrug etwa 7—8 m, wovon ein großer Teil auf den mächtigen Schädel entfiel (Fig. 612).

19. Ordnung: Araeoscelidia.

Vor einigen Jahren wurde im Perm von Texas eine sehr eigentümlich spezialisierte Reptiliengattung entdeckt, die eine Zwischenstellung zwischen den Lepidosauriern und den Protorosauriern einnimmt. Der allgemeine Habitus des Tieres erinnert an eine langschwänzige und langbeinige Eidechse (Fig. 615). Ein wichtiger Unterschied liegt jedoch im Verhalten der Schläfenfenster von Araeoscelis im Vergleiche zu den Lepidosauriern (Eidechsen usw.). An Stelle der unteren Schläfenöffnung ist bei Araeoscelis eine große, dünne Knochenplatte ausgebildet (Fig. 616), die zweifellos kein primäres Schädelelement darstellt; es scheint hier ein sekundärer Verschluß der bei den Vorfahren von Araeoscelis offen gewesenen unteren Schläfengrube vorzuliegen (ähnlich wie der Verschluß der weit nach vorn ausgedehnten Fenestra posttemporalis bei Podocnemis und Chelonia sekundärer Natur ist, vgl. S. 375). Die einzige Schläfenöffnung von Araeoscelis entspricht der oberen Schläfengrube von Sphenodon. Die übrigen Merkmale sprechen für eine engere Verwandtschaft mit den Lepidosauriern, aber die Gruppe der Araeoscelidia scheint einen blind endigenden Seitenast dieses Stammes zu bilden.

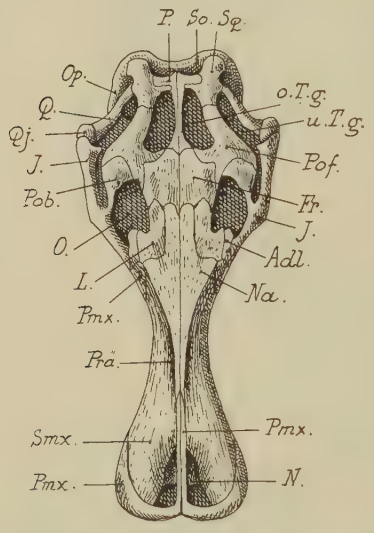


Fig. 614. Schädel von Trachodon mirabilis Cope, aus der oberen Kreide Nordamerikas, von oben gesehen. Schädellänge 1,15 m. (Erklärung der Abkürzungen siehe S. 360.)

20. Ordnung: Lepidosauria (= Squamata).

Diese Ordnung, welche die Eidechsen und Schlangen sowie eine Anzahl ausgestorbener Linien umfaßt, ist unter den vielen Reptilienordnungen die einzige, die heute noch in voller Blüte steht. Die Vorgeschichte dieses heute formenreichen Stammes ist sehr ungenügend bekannt. Aus dem Perm, in dem wahrscheinlich die Lepidosaurier entstanden sind, worauf die ihnen nahestehende Gattung Araeoscelis hinweist, liegen noch keine sicheren Lepidosaurierreste vor und auch aus der Triasformation ist bis jetzt nur ein mangelhaft erhaltener Schädel (Paliguana Whitei aus der Trias der Kapkolonie) bekannt; erst im oberen Jura treten uns wieder einige Lacertilierreste entgegen und auch die

Kreide ist, abgesehen von den zum Meeresleben übergegangenen Mosasauriern und Dolichosauriern, sehr arm an Resten von Lepidosauriern. Daß sie aber schon in der Triaszeit in ihren wichtigsten Organisationsmerkmalen von den übrigen Reptilienordnungen verschieden gewesen sind, geht aus dem Vorhandensein eines in der Trias von den Lepidosauriern abgezweigten Seitenastes hervor, der sich an das Meeresleben angepaßt und in dieser Hinsicht einen hohen Spezialisationsgrad erreicht hat. Wir kennen aber von dieser Gruppe, die wir als die Thalattosaurier abgrenzen, einstweilen nur wenige Vertreter aus der mittleren und oberen Trias Kaliforniens, die mit den Varaniden die meisten Ähnlichkeiten aufweisen. Es waren durophage Meerestiere mit langem, spitz zulaufendem Schädel, der zwei seitliche Schläfenfenster auf-

Fig. 615. Rekonstruktion des Skelettes von Araeoscelis gracilis Will., aus dem Perm von Texas. Der Schwanz war wahrscheinlich sehr lang. ¼ nat. Gr. (Nach *S. W. Williston.*)

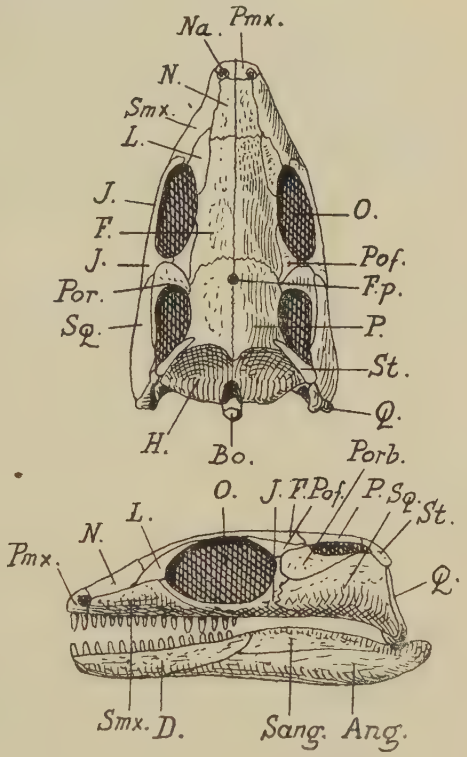


Fig. 616. Oberansicht und Seitenansicht des Schädels von Araeoscelis gracilis Will., aus dem Perm von Texas. Nat. Gr. *H.* = Hinterhauptswand. Für die Erklärung der übrigen Knochenbezeichnungen vgl. S. 360. (Nach *S. W. Williston.*)

weist; die untere Abschlußspange der unteren Schläfenöffnung ist noch vorhanden und die Thalattosaurier müssen daher von Vorfahren abstammen, die sich primitiver verhielten als Paliguana aus der Trias Afrikas, bei welcher diese Spange bereits rudimentär geworden ist und von da an bei allen Lepidosauriern rudimentär bleibt. Die größte Art ist Thalattosaurus Alexandrae von etwa 2 m Körperlänge (Fig. 617).

Der Hauptstamm der Lepidosaurier wird von den Eidechsen oder Lacertiliern gebildet, von dem sowohl die verschiedenen fußlosen Eidechsen als auch die Schlangen und die an das Meeresleben angepaßten Dolichosaurier und Mosasaurier abgezweigt sind. Der Eidechsentypus ist uralt und ist schon bei den Stegocephalen ausgebildet gewesen (vgl.

S. 362); schon zur Zeit der Stegocephalenstufe des Tetrapodenstammes waren die verschiedenen, für das Schieblaufen und Schiebklettern bezeichnenden Anpassungen vorhanden, die sich bei den Lacertiliern seit diesen Zeiten unverändert oder nur in entsprechend gesteigerter Ausbildung erhalten haben. In dem Maße, in dem der Körper durch schlängelnde Bewegungen die Gliedmaßen bei der Lokomotion unter-

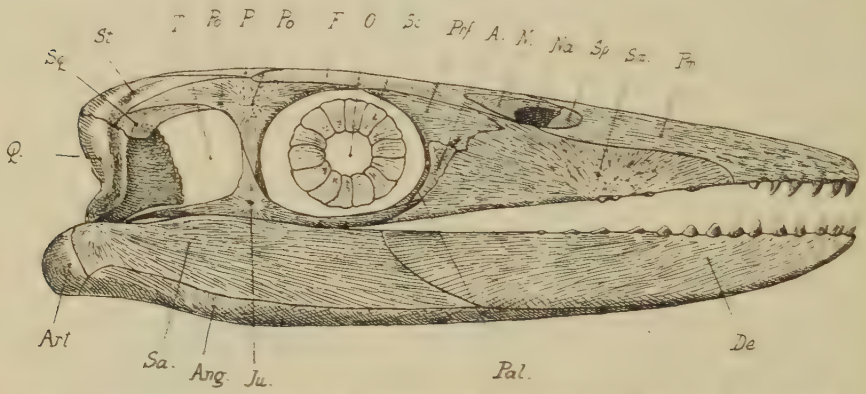


Fig. 617. Rekonstruktion des Schädels von Thalattosaurus Alexandrae Merr., aus der oberen Trias von Shasta County in Kalifornien. Ungefähr $^1/_3$ nat. Gr. — Erklärung der Knochenbezeichnungen S. 360. (Nach *J. C. Merriam.*)

stützt, werden diese überflüssig und gehen allmählich verloren; diese Umformung aus Eidechsentypen zu fußlosen Formen ist zu wiederholten Malen eingetreten und wir können an den verschiedenen lebenden Gattungen mit reduzierten oder verkümmerten Gliedmaßen deutlich sehen, daß dieser Weg nicht einmal, sondern wiederholt von den verschiedensten Arten und Gattungen aus betreten worden ist. Am weitesten ist die ganze Gruppe von Anpassungsmerkmalen, die mit der fußlosen, schlängelnden Bewegungsart zusammenhängt, bei den Schlangen vorgeschritten, die in der Kreideformation von den Lacertiliern abgezweigt sind und sich seither in ununterbrochenem Aufstieg befinden.

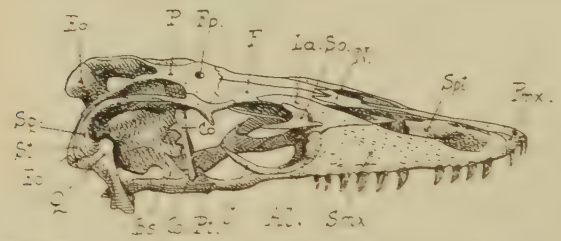


Fig. 618. Schädel („Traversenschädel" eines Lacertiliers (Varanus monitor), schräge von oben gesehen, ungefähr in ½ nat. Gr. *Co.* = Columella cranii (= Epipterygoid), *So.* = Supraorbitale. (Die Erklärung der übrigen Bezeichnungen siehe S. 360. (Nach *F. Siebenrock.*)

Zu den wichtigsten Merkmalen des Lepidosaurierstammes gehört der Bau des Schädels (Fig. 618). Das Schädeldach ist von vielen Lücken durchbrochen, so daß es wie aus Traversen aufgebaut erscheint. Dadurch wird den einzelnen Knochen des Schädels eine weit größere Beweglichkeit eingeräumt, als dies bei den Typen mit geringer Lückenbildung oder gar bei den starren Schädeln der Stegocephalen der Fall war. Fand eine Bewegung zwischen dem Schädel und Unterkiefer bei den primitivsten Tetrapoden nur im Unterkiefergelenk statt, so daß wir hier von einem „akinetischen" Typus sprechen können, so änderte sich dieses Verhalten bei einer Lockerung des Verbandes der Schädelknochen.

und zwar namentlich dann, wenn die untere Abschlußspange der unteren Schläfenöffnung reduziert wurde, so daß die Quadratbeine eine größere Bewegungsfreiheit erhielten und durch das Vorschieben derselben unter Vermittlung der an ihnen einlenkenden Pterygoidspangen der Vorderteil des Schädels in die Höhe gehoben werden konnte. Derartige Veränderungen sind nicht nur im Stamme der Lepidosaurier, sondern auch bei den Vögeln (z. B. beim Papagei) so weit ausgebildet, daß der Kieferteil des Papageienschädels durch das Vorwärtsschieben des Quadratums und die als Pleuelstangen wirkenden Pterygoide an einem queren Scharniergelenk in die Höhe gehoben werden kann („mesokinetischer" Schädeltypus). Diese Bewegungsfreiheit des Quadratums wird „Streptostylie" genannt. Sie geht noch innerhalb der Lepidosaurier, z. B. bei den Chamäleonen wieder verloren, eine Folge der eigenartigen Nahrungsaufnahme durch das Vorschnellen der keulenförmigen Zunge. Dagegen ist bei den Schlangen die Lockerung des Verbandes der Schädelknochen extrem ausgebildet und ermöglicht diesen Tieren das Verschlingen sehr großer Beutetiere, da durch das seitliche Ausbiegen der

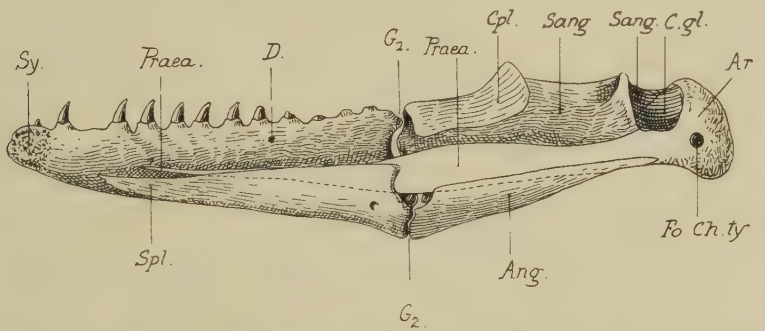


Fig. 619 A. Innenansicht des rechten Unterkieferastes von Tylosaurus dyspelor Cope, aus der Oberkreide von Kansas (vgl. Fig. 619 B); die untere Grenzlinie des teils vom Spleniale, teils vom Angulare verdeckten Praearticulare, wurde punktiert eingetragen. Das Praea. wirkt wie eine Feder und bringt den im Gelenke G_1G_2 ausgebogenen Unterkiefer wieder in seine normale Lage zurück. *C.gl.* = Cavitas glenoidalis (Unterkiefergelenk), *Sy.* = Symphyse, *Fo. Ch. ty.* = Foramen zum Eintritte der Chorda tympani; die Erklärung der übrigen Abkürzungen siehe S. 360. (Nach *F. v. Huene.*)

beiden Quadrata und der Unterkieferäste die Mundöffnung beträchtlich erweitert werden kann. Auch bei den Mosasauriern ist eine Einrichtung zum Verschlingen größerer Beutetiere vorhanden, die aber auf andere Weise als bei den Schlangen ausgebildet ist. Hier ist das Quadratum sehr klein und die Unterkieferäste können daher nicht weit nach außen gebogen werden; dagegen kommt die Erweiterung der Mundspalte dadurch zustande, daß sich im Unterkiefer ein queres Gelenk etwa in halber Länge des Unterkieferastes ausgebildet hat, das eine bedeutende Erweiterung der Mundspalte gestattet (Fig. 619 A).

Mit der Umbildung des Kapselschädels zu einem Traversenschädel und der Entstehung der Streptostylie der Lepidosaurier steht die Ausbildung eines Knochens in Zusammenhang, der die Verknöcherung einer vom Palatoquadratum aus aufsteigenden Spange darstellt und als Epipterygoid oder Columella cranii unterschieden wird (Fig. 618). Es ist schon bei den primitiveren Reptilienordnungen vorhanden, gewinnt aber erst bei den Lepidosauriern die Bedeutung eines Stützpfeilers des Schädels, nachdem es durch weiteres Wachstum nach oben die Unterseite des Schädeldaches erreicht hat. Bei den infolge der grabenden Lebensweise mit einem sehr festen Schädel ausgestatteten Amphis-

baeniden verliert das Epipterygoid seine Bedeutung und geht wieder verloren, ebenso auch bei den Chamäleoniden. Bei den Amphisbaeniden ist der sonst einfache Condylus wieder verdoppelt worden.

Die Mosasauria oder Pythonomorphen stellen einen in der unteren Kreide abgezweigten, an das Meeresleben angepaßten Stamm der Lacertilia dar, der auf die Varaniden zurückgeht. Die Mosasaurier erreichten in der oberen Kreide in einigen Arten eine stattliche Größe; einzelne Mosasaurusarten haben etwa 12 m Körperlänge erreicht, wovon 1,20 m auf den Schädel entfallen. Der Körper der Mosasaurier ist sehr langgestreckt (Fig. 619 B); die Lokomotion ist wohl hauptsächlich durch die schlängelnde Bewegung des Körpers bewirkt und durch die als Ruder und Steuer wirkenden Seitenflossen unterstützt worden. Die Wirbelsäule enthält ungefähr 130 Wirbel, sowohl bei den Formen, deren Rumpf kurz ist und etwa 20 Wirbel umfaßt, als auch bei den Gattungen, deren Rumpf aus 51 Wirbeln besteht, so daß anzunehmen ist, daß die Verlängerung des Rumpfes eine Folge der nach hinten gerichteten Verschiebung der Hinterflossen ist. Die Mosasaurier waren die gewaltigsten Raubtiere des Kreidemeeres, da die Ichthyosaurier zu der Zeit der Entfaltung des Mosasaurierstammes bereits im Aussterben begriffen waren. Aus der oberen Kreide Europas sind die Gattungen Mosasaurus und Plioplatecarpus, aus der oberen Kreide Nordamerikas die Gattungen Clidastes, Platecarpus und Tylosaurus zu nennen.

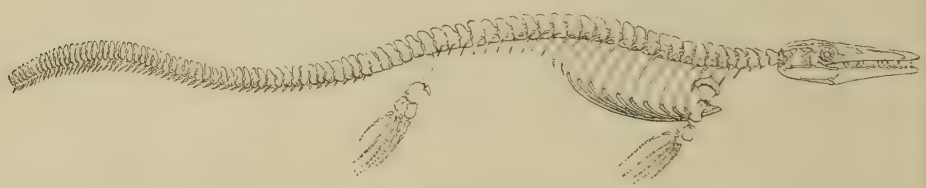


Fig. 619 B. Rekonstruktion des Skelettes von Tylosaurus dyspelor Cope, aus der Oberkreide von Kansas; Schwanzspitze fehlt. Körperlänge etwa 8,5 m erreichend. (Nach *H. F. Osborn.*)

Von fossilen Chamäleoniden kennen wir nur dürftige Reste aus dem Eozän Nordamerikas und Frankreichs, die für die Geschichte dieser Unterordnung (Rhiptoglossa) ohne Bedeutung sind.

Die ältesten Schlangen (Ophidia) kennen wir aus der mittleren Kreide Frankreichs; wahrscheinlich ist aber ihre Abzweigung von den Lacertiliern schon in der Unterkreide erfolgt. Die Wirbelsäule umfaßt eine große Zahl von Wirbeln, die bei einer lebenden Art den Betrag von 435, bei einer fossilen Gattung aus dem Eozän von Monte Bolca in Oberitalien (Archaeophis proavus) aber 565 erreicht, die höchste bei einem Wirbeltier bekannte Wirbelzahl. Basiventralia (Haemapophysen) scheinen bei allen Schlangen zu fehlen. Die Wirbel sind untereinander durch sekundäre Gelenke (Zygosphen und Zygantrum, vgl. S. 323) verfestigt. An den vorderen Wirbelkörpern (etwa bei 30) sind lange Hypapophysen (vgl. S. 324) ausgebildet, die bei Archaeophis im ganzen Rumpfabschnitt auftreten. Bei der nur fossil bekannten Familie der Palaeophiden finden sich an den oberen Wirbelbögen flügelartige Fortsätze, die Pterapophysen, deren Bedeutung unsicher ist. Einzelne fossile Gattungen, wie die eozänen Palaeophiden Pterosphenus und Palaeophis, erreichten sehr bedeutende Größe (bis zu 11 m). Boiden kennt man schon aus dem Obereozän Ägyptens, Ilysiiden aus dem Unter-

eozän Patagoniens. Die ältesten Viperreste wurden im Miozän Deutschlands gefunden.

Vierte Klasse: Aves.

Die Herkunft der Vögel ist in den Grundzügen sichergestellt; der Fund von zwei Exemplaren eines noch sehr primitiven Vogels (Archaeo-

Fig. 620 A. Archaeopteryx Siemensi Dames, aus den tithonischen Plattenkalken von Eichstätt in Bayern in $^1/_3$ nat. Gr. (Original in Berlin.) (Nach *G. Heilmann.*)

pteryx) in den lithographischen Schiefern von Solnhofen und Eichstätt in Bayern hat den historischen Beweis für die Richtigkeit der schon aus der vergleichenden Anatomie der lebenden Vögel erschlossenen engen Beziehungen zwischen den Vögeln und Reptilien geliefert und die für die primitiven Vögel auf theoretischem Wege geforderten Kennzeichen durch das paläontologische Dokument belegt (Fig. 606. 620 A. 620 B).

Ebenso wie das Flügelkleid ist für die Vögel der Bau des Flügelskelettes in hohem Grade bezeichnend. Von den fünf Fingern der Reptilienhand sind nur noch die drei vorderen im Handskelette der lebenden Vögel erhalten, die untereinander keine Bewegungen mehr auszuführen vermögen und nicht mehr frei aus der Haut vorragen, die das Federkleid des Flügels trägt. Dagegen sind bei dem Urvogel von Solnhofen und Eichstätt die drei vorderen Finger noch völlig getrennt und tragen Krallen, während bei den lebenden Vögeln nur selten Fingerkrallen auftreten. Das Längenverhältnis der Finger untereinander ist bei den lebenden Vögeln dasselbe wie bei Archaeopteryx, und es stimmt dieses Verhalten auch durchaus mit dem Längenverhältnis und dem Reduktionsgrade der Finger bei den theropoden Dinosauriern überein. Erhalten sind der erste, zweite und dritte Finger, ebenso wie in der Hand der theropoden Raubdinosaurier (z. B. bei Compsognathus oder Ornitho-

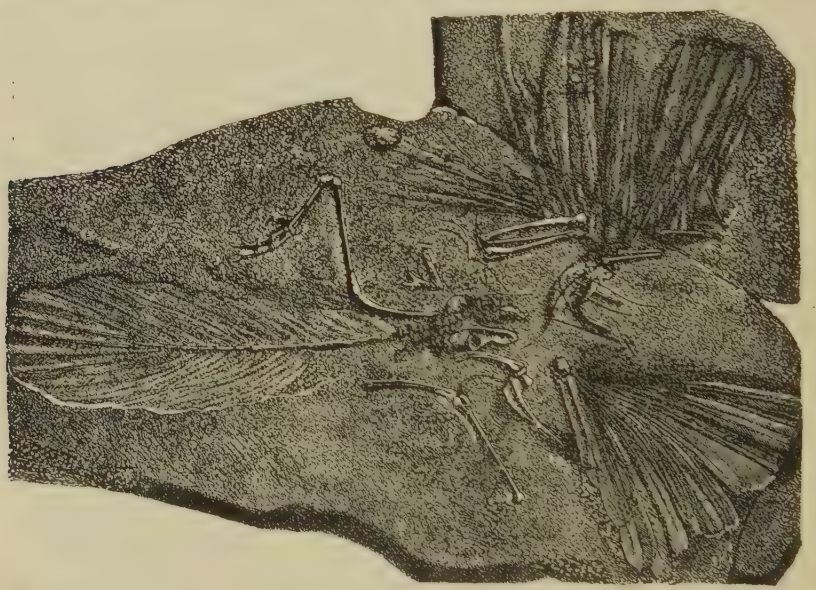


Fig. 620 B. Archaeopteryx lithographica Owen, aus den lithographischen Schiefern (Tithon) von Solnhofen. (Original in London.) 1/6 nat. Gr. (Nach *G. Heilmann*.)

lestes), und auch das Stärkeverhältnis der Finger ist genau das gleiche, so daß wir hier nicht an konvergente oder parallele Anpassungen zu denken haben, sondern gleichartige Bauverhältnisse erkennen müssen. Die Phalangenzahlen der drei bei Archaeopteryx noch getrennten Finger bestätigen die Richtigkeit der Zählung der Finger als ersten, zweiten und dritten, da die Phalangenzahlen 2, 3 und 4 betragen wie in der normalen Reptilienhand. Wie bei den Dinosauriern waren auch die Krallen der ältesten Vögel nicht nach hinten, sondern nach innen und etwas nach vorn gewendet, eine Anpassung, die durch die Kletterfunktion der Arme bedingt ist (Fig. 620 A).

Während jedoch bei den theropoden Dinosauriern die Großzehe infolge der Rückkehr zur terrestrischen Lebensweise sehr bald der Reduktion verfiel, ist sie bei den Vögeln, soweit sie Baumtiere sind, noch heute erhalten geblieben, da sie als eine Hälfte der vom Hinterfuß gebildeten Greifzange funktioniert. Bei den sekundär terrestrisch

gewordenen Lauf- und Schreitvögeln ist sie jedoch ebenso wie bei den Theropoden reduziert worden.

Die Vereinigung der Metatarsalknochen zu einem „Springbein" ist schon bei Archaeopteryx zu beobachten. Nopcsa hat daraus den Schluß ziehen wollen, daß die Vorfahren der Vögel in laufenden Dinosauriern und nicht in arborikolen Typen zu erblicken sind; indessen ist zu bedenken, daß wir auch unter den rein arborikolen Typen Anpassungen an das Springen im Geäst in den Gliedmaßen feststellen können, wie unter den Halbaffen, namentlich bei Tarsius, bei dem allerdings nicht der Metatarsus, sondern zwei Knochen des Tarsus eine Verlängerung erfahren haben, ähnlich wie bei den Fröschen, bei denen jedoch andere Tarsalelemente verlängert worden sind als bei den Halbaffen. Man war früher der Meinung, daß die lockere Verbindung der Metatarsalia bei den Pinguinen als ein primitives Merkmal anzusehen sei; dies ist nicht der Fall, denn es handelt sich hier um eine sekundäre Lockerung des früheren Verbandes im Metatarsus, wie aus dem Vergleiche der tertiären Pinguine Patagoniens und der Seymourinsel hervorgeht, bei denen die Metatarsalia fester vereinigt sind als bei den rezenten Gattungen.

Das Becken ist in ähnlicher Weise wie bei den Ornithischiern gestaltet (vgl. S. 400), während der Brustschultergürtel bei den Vögeln infolge der Funktion der Arme als Flügel eine durchaus eigenartige Spezialisation erfahren hat. Die eigentümliche Gangart der Vögel hat zu einer Spezialisation des Tarsus geführt, die wir in derselben Weise bei den Ornithischiern und bei den höher spezialisierten Theropoden wiederfinden; der Tarsus verschmilzt mit seinem oberen Abschnitte (dem Protarsus) mit der Tibia zu einem Tibiotarsus, der Mesotarsus mit dem Metatarsus zu einem Tarso-Metatarsus, so daß der Tarsus seine Bedeutung als selbständig funktionierender Gliedmaßenabschnitt aufgegeben hat.

Fig. 620 C. Rekonstruktion des Kopfes von Archaeopteryx Siemensi Dames. Ungefähr nat. Gr. (Nach *G. Heilmann.*)

Auch die Wirbelsäule trägt die Folgen der Anpassungen an den Flug in deutlichster Weise zur Schau. Der Halsabschnitt mit 8 bis 25 Wirbeln ist meist sehr beweglich, aber die Rückenwirbel haben ihre Beweglichkeit eingebüßt und sind zuweilen zu einem sacrumartigen Gebilde, dem „Notarium" (wie bei den Pterodactyloidea) verschmolzen (vgl. S. 397). Hingegen sind bei Archaeopteryx die Rückenwirbel noch in einem ziemlich lockeren Verbande gestanden, wie aus dem Verhalten der Wirbel bei dem Berliner Exemplar der Archaeopteryx hervorgeht. Ein wichtiger Unterschied des Urvogels aus dem Oberjura Bayerns von den späteren Vögeln liegt im Verhalten des Schwanzabschnittes der Wirbelsäule. Bei den lebenden Vögeln schließen sich an das von vielen Wirbeln gebildete Sacrum (11—20 Wirbel umfassend) einige freie Schwanzwirbel an (meist 6, selten mehr), während der Abschluß des Schwanzes von einem aus mehreren Schwanzwirbeln verschmolzenen Knochenkomplex, dem „Pygostyl", gebildet wird. Dagegen sind noch alle Wirbel (Fig. 620 A) des sehr langen Schwanzes bei Archaeopteryx

frei und der Schwanz ist zweizeilig befiedert, eine Erscheinung, die bei keinem jüngeren Vogel mehr zu beobachten ist.

Fig. 621 A.

Fig. 621. A: Skelett von Hesperornis regalis Marsh, aus der oberen Kreide von Kansas, verkl. (Nach *Ch. H. Sternberg.*) B: Schultergürtel desselben, von links gesehen. *Sc.* = Scapula, *Co.* = Coracoid *St.* = Sternum, *Cl.* = Clavicula, *H.* = Humerusrudiment. (Nach *G. Heilmann.*)

Der Schädel der Vögel hat durch vielfache Reduktionen und Verschmelzungen einen hohen Spezialisationsgrad erreicht. Im Bereiche der Schädelkapsel sind fast alle Knochen nahtlos vereinigt, so daß ihre Grenzen im erwachsenen Zustand kaum zu bestimmen sind. Nur bei den frühzeitig von der fliegenden, arborikolen Lebensweise zur terrestrischen Lebensweise zurückgekehrten Laufvögeln, wie bei den afrikanischen und südamerikanischen Straußen, können die Knochennähte im Bereiche der Schädelkapsel noch genauer verfolgt werden. Auch die Pinguine verhalten sich in dieser Hinsicht primitiver als die übrigen Vögel. Am primitivsten erweist sich der Schädel von Archaeopteryx, bei dem durch die vordere und untere feste Begrenzung der Augenhöhle Verhältnisse vorliegen, die an jene bei den Dinosauriern erinnern. Auch der Besitz eines

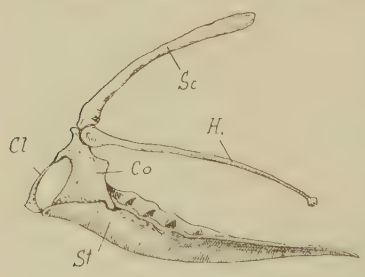


Fig. 621 B.

Sklerotikalringes sowie der bei den heutigen Vögeln fehlenden Zähne sind primitive Merkmale (Fig. 620 C).

Obwohl die oberjurassische Archaeopteryx sowie einige Vogelgattungen der oberen Kreide wichtige Aufschlüsse über die Organisation der fossilen Vögel und Beweise für ihre Verwandtschaft mit den Reptilien gebracht haben, so sind wir doch bei der Ermittlung der stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Familien und Ordnungen fast ausschließlich auf morphologische Untersuchungen bei den rezenten Formen angewiesen. Die verschiedenen Funde tertiärer Vögel fallen bereits in eine Zeit der Stammesgeschichte der Vögel, in der die Spaltung in die verschiedenen Hauptzweige schon vollzogen war.

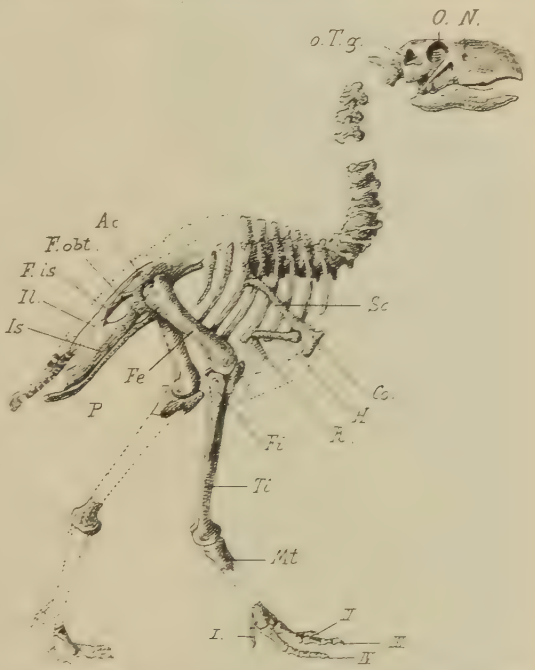


Fig. 622 A. Rekonstruktion des Skelettes von Diatryma Steini Matth. et Grang., aus dem Untereozän (Untere Wasatch Beds) in Wyoming. Höhe des Skelettes ca. 2,10 m. Die in der Zeichnung dunkler gehaltenen Knochen und deren Teile sind erhalten, die hellen und punktiert umrissenen ergänzt. Rekonstruktion von *W. D. Matthew* und *W. Granger* (1917), umgezeichnet. *I.—IV.* = 1. bis 4. Zehe, *Ac.* = Acetabulum, *Co.* = Coracoid (mit *Sc.* verschmolzen), *Fe.* = Femur, *Fi* = Fibula, *F. is.* = Foramen ischiadicum, *F. obt* = Foramen obturatorium, *H.* = Humerus, *Il.* = Ilium, *Is.* = Ischium, *Mt.* = Tarsometatarsus, *N.* = Naris, *O.* = Orbita, *o. T. g.* = obere Temporalgrube, *P.* = Pubis, *R.* = Radius, *Sc.* = Scapula, *Ti.* = Tibiotarsus.

Man hat in früherer Zeit die verschiedenen flugunfähig gewordenen Laufvögel als „Ratitae" den flugfähigen „Carinatae" gegenübergestellt. Für diese Trennung schienen verschiedene primitive Merkmale der verschiedenen Gruppen der Laufvögel zu sprechen, welche bei den Carinaten durch höhere Spezialisationsmerkmale ersetzt sind. Indessen hat es sich bei genauerer Untersuchung gezeigt, daß die verschiedenen Stämme der „Ratiten" ganz unabhängig voneinander das Flugvermögen eingebüßt haben und daß die gemeinsamen primitiven Züge der zu Laufvögeln und Schreitvögeln gewordenen Formenreihen darauf zurückzuführen sind, daß sie zu einer Zeit vom Hauptstamme der Vögel abgezweigt sind, in der die allgemeine Organisation des Vogelstammes noch auf einer tieferen Stufe stand, als dies bei den heute lebenden Carinaten der Fall ist. Der Begriff der „Ratiten" hat sich somit, weil eine polyphyletische Entstehung dieser Gruppe festgestellt wurde, als ein unnatürlicher erwiesen und mußte aufgegeben werden, wie dies in allen Fällen zu geschehen hat, in denen sich eine früher für einheitlich gehaltene systematische Gruppe als aus verschiedenen Wurzeln entstanden erweist.

Schon in der Kreide scheinen die Hauptstämme der Vögel selbständige Formenreihen gebildet zu haben. Aus der Kreide Englands

liegen Reste vor, die Beziehungen zu den Tauchern (Colymbiformes) zu haben scheinen, während andere Reste (Scaniornis aus der oberen Kreide Dänemarks) vielleicht zu den Flamingos, ein Rest aus der obersten Kreide Siebenbürgens (Elopteryx Nopcsai) zu den Kormoranen gehören. In der Oberkreide Nordamerikas sind mehrere zum Teil fast vollständig erhaltene Skelette von Vögeln bekannt geworden. Am wichtigsten ist Hesperornis regalis, der zu den lebenden Tauchern und Steißfüßen (Colymbiden und Podicipiden) vielfache Beziehungen aufweist, die vielleicht nicht nur auf die Rechnung einer gleichartigen Lebensweise, sondern auf Rechnung einer engeren Verwandtschaft zu setzen sind. Hesperornis (Fig. 621 A) hatte das Flugvermögen infolge der schwimmenden und tauchenden Lebensweise eingebüßt, wie der rudimentäre Humerus und das kiellose Brustbein (Fig. 621 B) beweisen; die Kiefer waren mit zahlreichen spitzen Zähnen bewehrt, die in einer gemeinsamen Alveolarrinne und nicht in separaten Alveolen eingepflanzt waren. Die lebenden Colymbiformes können jedoch nicht von den Hesperornithiformes abgeleitet werden, da die ersteren noch flugfähige Flügel besitzen und in dieser Hinsicht primitiver geblieben sind als ihre Verwandten aus der oberen Kreide, die etwa die Größe einer Taube erreicht haben.

Fig. 622 B. Haarfederbüschel von Diatryma (?) filifera aus dem Untereozän von Westcolorado. (Nach *D. T. A. Cockerell.*)

Neben Hesperornis sind in der oberen Kreide von Kansas Reste von zahntragenden Fischjägern (Ichthyornis) entdeckt worden, deren Flügelbau mit dem der lebenden Vögel durchaus übereinstimmt und somit viel höher steht als der Flügelbau der Archaeopteryx; ihnen schließen sich mehrere nur in dürftigen Resten bekannte Vögel an, die vielleicht zu den Formenkreisen der Taucher, Stelzvögel, Strandläufer, Kraniche und Rallen gehören.

Im Eozän treten uns die ersten Reste von flugunfähigen, großen Laufvögeln entgegen, die zu ausgestorbenen Gruppen gehören (Gastornis und Remiornis aus Frankreich und Belgien, Eremopezus aus Ägypten und Psammornis aus Algier). Erst in den letzten Jahren ist der Skelettbau eines großen Laufvogels (Diatryma) aus dem Untereozän Nordamerikas (Fig. 622 A) genauer bekannt geworden, der dem Verwandtschaftskreise der Rallen nicht sehr ferne steht, aber als Vertreter einer eigenen Ordnung (Diatrymae) betrachtet wird. Das Armskelett ist stark reduziert, vom Radius ist nur mehr ein fingerlanger Stummel vorhanden, alle übrigen distalen Flügelknochen sind durch Reduktion

verloren gegangen. Auffallend ist das Vorhandensein eines bei den lebenden Vögeln sehr seltenen oberen Temporalfensters (*o. T. g.*) im Schädel.

Die kürzlich im Untereozän am Roan Creek in Westcolorado entdeckten und von T. D. A. Cockerell (1923) beschriebenen Federn werden Diatryma zugeschrieben. Sie sind haarähnlich und erinnern an die gleichfalls sekundär vereinfachten haarähnlichen Federn der Kasuare (Fig. 622 B). Neben diesen großen Laufvögeln erscheinen zahlreiche Stelzvögel, verschiedene Watvögel, einige Möven, Kraniche, Hühner, Schnepfen usw. Eine formenreiche Vogelwelt ist in den alttertiären Phosphoriten des Quercy gefunden worden, die einen tropischen Charakter besitzt; ihre Elemente schließen sich bereits in den wichtigsten Merkmalen so enge an die lebenden Typen an, daß sie den einzelnen Familien zugewiesen werden können. Reicher fließen die Quellen unserer Kenntnisse von den fossilen Vögeln aus dem Oligozän, noch reicher aus dem Miozän; aus dem jüngeren Miozän Europas sind bis jetzt etwa 60 Vogelarten bekannt. Aus dieser Zeit kennen wir aus Ablagerungen Patagoniens und der Antarktis (Seymourinsel) zahlreiche fossile Pinguine.

Fig. 623. Dinornis maximus Owen, aus dem Plistozän der Südinsel Neuseelands, etwa $^1/_{22}$ nat. Gr. (Nach *C. W. Andrews.*)

Unter den fossilen Vögeln der Plistozänzeit sind vor allem die ausgestorbenen Moas (Dinornithiden) der Inseln Neuseelands zu nennen. Diese flugunfähigen Tiere, die teils flinkere Laufvögel (z. B. Dinornis), teils schwerfällige und plumpfüßige Schreitvögel gewesen sind (z. B. Pachyornis), hatten das Flugvermögen gänzlich eingebüßt, wie die zu winzigen Stummeln reduzierten Flügelknochen beweisen, die mitunter vollständig fehlen. Die größte Art (Dinornis maximus) erreichte eine Höhe von 3,5 m (Fig. 623). Die Tiere sind erst in sehr später Zeit (XVIII. Jahrhundert?) ausgestorben. Auf Madagaskar lebte gleichfalls bis in die letzten Jahrhunderte ein riesiger, bis 2.68 m hoher flugunfähiger Schreitvogel (Aepyornis), dessen Ei 8,75 l faßte. Auch dieser Vogel gehörte einer selbständigen Schreitvogelfamilie an und die Ähnlichkeiten mit den anderen erloschenen und lebenden Schreitvögeln beruhen nur auf Konvergenzerscheinungen.

Fünfte Klasse: Mammalia.

I. Die Grundlagen unserer Kenntnisse von der Vorgeschichte der Säugetiere. Die ältesten Säugetiere sind in Ablagerungen der Triasformation gefunden worden. Es sind durchweg winzige Formen von

Spitzmausgröße, wenn wir von der einzigen größeren Type (Tritylodon = Triglyphus) absehen, die aus der Trias des Kaplandes und Württembergs bekannt geworden ist und von der noch immer nicht mit voller Sicherheit feststeht, ob sie zu den Säugetieren oder zu den Reptilien zu rechnen ist. In stammesgeschichtlicher Hinsicht kann jedoch dieser Gattung keine besondere Wichtigkeit beigelegt werden, da sie viel zu einseitig spezialisiert ist, um als Ahnenform irgendeiner der höher stehenden Gruppen der Säugetiere betrachtet werden zu können. Weitere Typen von fraglicher systematischer Stellung sind die nur aus vereinzelten Zähnchen bekannte Gattung Microlestes sowie die beiden noch sehr ungenügend bekannten Gattungen Tribolodon und Karroomys aus der Trias der Kapkolonie. Wichtiger sind dagegen die Kieferreste der beiden Gattungen Dromatherium und Microconodon aus der oberen Trias von Nordkarolina, die uns vielleicht den Weg zeigen, auf dem die Säugetiere aus kleinen, der Ordnung der Theriodontier nahestehenden Reptilien hervorgegangen sein müssen.

Auch in der Juraformation fließen die Quellen unserer Kenntnisse von der Vorgeschichte der Säugetiere noch sehr spärlich. Hier können wir zum ersten Male Gattungen aus der Gruppe der Marsupialier oder Beuteltiere und solche aus der Gruppe der Placentalier oder Placentatiere unterscheiden. Die Fundorte dieser durchwegs winzigen Säugetiere, deren Kenntnis sich fast ausschließlich auf Kieferreste beschränkt, liegen im Dogger und Oberjura Englands, sowie im oberen Jura Nordamerikas (Atlantosaurus-Schichten von Wyoming und Colorado). Noch spärlicher sind die paläontologischen Dokumente aus der Geschichte der Säugetiere während der Kreideformation. Aus der unteren Kreide liegen nur sehr wenige isolierte Zähnchen und Kieferstücke vor, und erst in der oberen Kreide von Dakota, Wyoming und Colorado sind zahlreichere Funde, die leider meist nur in isolierten Zähnen bestehen, gemacht worden. So beginnt erst mit dem Anbruche der Tertiärzeit unsere Kenntnis von den fossilen Säugetieren eine vollständigere zu werden. Durch die ganze Tertiärzeit hindurch bis zur Gegenwart gehören jedoch die Säugetierreste zu den weitaus häufigsten Wirbeltierfunden, und dieses reiche Material setzt uns in die Lage, die Geschichte einzelner Stämme der Säugetiere mit einer Vollständigkeit zu verfolgen, wie es uns bei wenig anderen Gruppen fossiler Tiere gelungen ist. Freilich liegen in sehr vielen Fällen nur vereinzelte Zähne vor, die uns aber infolge der hohen Spezialisation und der mannigfaltigen Anpassungen der Säugetiere an die verschiedenen Nahrungsweisen einen weitgehenden Einblick in die Entwicklungsgeschichte der Säugetierstämme gestatten. Seltener, aber darum nicht weniger wichtig, sind die Gliedmaßenreste fossiler Säugetiere. Auch diese sind in stammesgeschichtlicher Hinsicht sehr wertvoll, da die Säugetiere nicht nur in ihrer Nahrungsweise, sondern auch in ihrer Bewegungsart eine große Zahl verschiedener Anpassungswege eingeschlagen haben und die erhaltenen Reste uns die verschiedenen Stufen dieser Anpassungen in klarer Weise vor Augen führen. Die Stammesgeschichte der Pferde, die als das „Paradepferd der Paläozoologie" bezeichnet wurde, ist im wesentlichen auf den morphologischen Vergleichen des Gebisses und der Gliedmaßen aufgebaut. Viel weniger wichtig sind die Wirbel der Säugetiere für die Ermittlung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge, und dies ist aus dem Grunde günstig für die Feststellung der genetischen Verbände innerhalb der Säugetiere, weil die Wirbel im allgemeinen viel leichter

der Zerstörung beim Fossilisationsprozesse ausgesetzt sind als die sehr widerstandsfähigen Zähne oder die starken Gliedmaßenknochen. Bilden aber zwar die Reste von Zähnen und Gliedmaßen die Hauptmenge der erhaltenen Säugetierreste, so kennen wir doch auch eine sehr große Zahl vollständig oder doch fast vollständig erhaltener Skelette, die uns in den Stand setzen, in die Geschichte der Säugetiere einen viel tieferen Einblick zu erhalten , als dies bei der Geschichte der Reptilien der Fall sein kann.

Der Erhaltungszustand der fossilen Säugetierreste ist meist ein sehr günstiger. Die Zähne sind in der Regel mit einer starken Schmelzschichte bedeckt, die den verschiedenen Zerstörungsfaktoren vor und während der Fossilisation einen beträchtlichen Widerstand entgegensetzt, so daß die Kronen der Säugetierzähne, wenn sie nicht zu starken mechanischen Zerstörungen bei der Fossilwerdung (z. B. Rollung in der Brandung oder in Flüssen) ausgesetzt worden sind, meist in demselben Zustande vorliegen, in dem sie beim Tode des Tieres waren. Die Skelettreste sind dagegen häufig stark zerbrochen, namentlich in Gesteinen, die einen starken Gebirgsdruck auszuhalten hatten (vgl. Fig. 313). Die Entziehung des Leimgehaltes im Laufe des Fossilisationsprozesses hat die Knochen oft sehr brüchig und mürbe gemacht, aber in anderen Fällen sind sie durch Infiltration mit wässerigen Lösungen von kohlensaurem Kalk und anderen Kalksalzen versteinert, so daß sie bedeutend schwerer sind als ein rezenter Knochen und dies ist namentlich bei den Knochen aus den älteren Tertiärbildungen, aber auch bei solchen aus dem Jungtertiär der Fall, während die eiszeitlichen Säugetierknochen in der Regel sehr leicht, mürbe und brüchig sind.

II. Die wichtigsten Skelettmerkmale der Säugetiere. Der Schädel der Säugetiere ist von dem der Reptilien zunächst durch den Aufbau des Jochbogens, der nur bei den jüngeren Theriodontiern (Therocephaliern) weitgehende Ähnlichkeiten mit den Verhältnissen dieser Region des Säugetierschädels besitzt, verschieden. Diese Verschiedenheit steht mit der geänderten Funktion des nur mehr aus dem Dentale bestehenden Unterkiefers in innigem Zusammenhang, ebenso wie mit der für die Säugetiere charakteristischen durchgreifenden Umgestaltung der Ohrregion. Die Zahl der den Säugetierschädel zusammensetzenden Knochen ist bedeutend geringer als im Reptilienschädel, was zum Teil auf Reduktionserscheinungen, zum Teil auf Verschmelzungen benachbarter Knochen zurückzuführen ist. (Über den allgemeinen Aufbau des Säugetierschädels vgl. die schematische Darstellung S. 316.)

Die im Vergleiche zu den terrestrischen Reptilien sehr verschiedene Bewegungsart der Landsäugetiere hat zu durchgreifenden Veränderungen des Gliedmaßenskelettes und des Brustschultergürtels sowie des Beckengürtels geführt. Während bei den Reptilien die Gliedmaßen mit wenigen Ausnahmen (z. B. bei den sauropoden Dinosauriern) seitwärts vom Körper abstehen, wurden bei den Säugetieren im Laufe der Stammesgeschichte die Bewegungsebenen der Gliedmaßen mehr und mehr in eine der medianen Symmetrieebene des Körpers parallele Lage zu bringen gesucht. Besonders deutlich tritt uns die Folge dieser Verschiebung der Bewegungsebenen der Gliedmaßen bei den Huftieren entgegen. Während bei diesen ursprünglich im Unterarm und Unterschenkel noch die beiden Elemente dieser Gliedmaßenabschnitte (Radius und

Ulna bzw. Tibia und Fibula) vorhanden sind und bei der Stütze des Körpers eine gleichmäßig wichtige Rolle spielen, verlieren in dem Maße, als die Bewegungsebene der Gliedmaßen sich der medianen Symmetrieebene des Körpers parallel stellt, sowohl die Ulna als auch die Fibula ihre funktionelle Bedeutung und beide Elemente verfallen der Reduktion. Nur in wenigen Ausnahmefällen, in denen die Druckverhältnisse in Arm und Fuß von der Norm abweichen (z. B. bei den Rüsseltieren oder Proboscidiern) behalten diese beiden Knochen nicht nur ihre Bedeutung als Körperstützen bei, sondern erfahren sogar noch eine Verstärkung, was damit zusammenhängt, daß das Ellenbogen- und Kniegelenk dieser großen und schweren Huftiere überknöchelt sind und die beiden Abschnitte der Gliedmaßen (Ober- und Unterarm bzw. Ober- und Unterschenkel) in entgegengesetzter Richtung als sonst gegeneinander gewinkelt sind. Der geänderten Funktion der Gliedmaßen bei den Säugetieren im Vergleiche zu den Reptilien entspricht auch die für die Säugetiere eigenartige Spezialisation von Carpus und Tarsus. Im Carpus der Landsäugetiere ist stets an Stelle des Carpale IV und V ein einziger, großer Knochen, das Unciforme, vorhanden, dessen Homologien noch fraglich sind, da es nicht sicher ist, ob das Carpale V im Unciforme vertreten ist oder ob dieses nur das Carpale IV allein darstellt. Die Zahl der Phalangen ist in Hand und Fuß mit Ausnahme des nur zwei Phalangen tragenden ersten Finger- oder Zehenstrahls normalerweise drei und diese Zahl erfährt nur bei wenigen Formen infolge bestimmter Bewegungsarten eine Vermehrung (z. B. bei den Walen), während andererseits Reduktionen der Phalangen infolge Nichtgebrauches der betreffenden Finger oder Zehen häufiger zu beobachten sind. Im Tarsus sind drei Knochen (Astragalus, Calcaneus und Naviculare) stets eigenartig spezialisiert und von sehr charakteristischer Gestalt innerhalb der einzelnen Gruppen, so daß sie zur Bestimmung unvollständig erhaltener Säugetierreste von großer Wichtigkeit sind.

Zu den morphologisch wichtigsten Elementen des Säugetierskelettes gehören jedoch die Zähne. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle sind die Zähne je nach ihrer Stellung in den Kiefern und der durch diese bedingten Funktion sehr verschiedenartig gestaltet. In diesen Fällen spricht man von einer Heterodontie im Gegensatz zu der selten auftretenden Isodontie oder Homodontie, bei der die Zähne von gleicher Gestalt sind und gleiche Funktionen besitzen, wie z. B. die Fangzähne der Delphine. In allen Fällen, in denen Isodontie bei den Säugetieren eingetreten ist, läßt sich die sekundäre Natur dieser Gleichförmigkeit nachweisen.

Ursprünglich besaßen die Säugetiere neben den einwurzeligen Zähnen der vordersten Kieferabschnitte eine größere Zahl von mehrwurzeligen Backenzähnen, die von den vorderen Greifzähnen (Schneidezähnen) durch meist einen Zahn jederseits und in jedem Kiefer (also im ganzen vier) getrennt waren. Diese „Eckzähne“ hatten und haben die Funktion von Reißzähnen bei der Nahrungsaufnahme; die Bezeichnung von „Reißzähnen“ für die vergrößerten Backenzähne in den Kiefern der Raubtiere entsprang einer unrichtigen Beobachtung, da diese Zähne nie als Reißzähne, sondern als „Brechscherenzähne“ funktionieren.

Die Kronen der Backenzähne sind ursprünglich sehr niedrig gewesen (brachyodont). In dem Maße, als sich die pflanzenfressenden Säugetiere an eine härtere Nahrung anpaßten und von der weichen

Blätterkost zur Graskost übergingen, traten verschiedene Spezialisationen der Backenzähne ein, die der allzu raschen Abnützung der Backenzähne entgegenwirkten. Hierzu gehört in erster Linie die Erhöhung der Zahnkronen, der Übergang von der Brachyodontie zur Hypsodontie, aber auch das verlangsamte Wachstum und die späte Schließung der Zahnwurzeln, wie dies z. B. die Backenzähne des Rindes und des Pferdes zeigen, vor allem aber die Komplikation der Kronen durch Schmelzfalten, Höcker, Leisten und Pfeiler sowie durch die Ausfüllung der Vertiefungen zwischen den Höckern, Jochen und Leisten durch das sonst auf die Wurzel beschränkte Zement, sowie durch die Neuanlage von Höckern oder Querjochen (Fig. 624).

Die bei den höheren Säugetieren hochgradig spezialisierten Backenzahnkronen sind zweifellos von einfacheren Zahntypen abzuleiten. Über die Art dieser Entstehung der komplizierten Typen von einfacheren sind verschiedene Theorien aufgestellt worden, unter denen die sogenannte „Trituberkulartheorie“ die meisten Anhänger zählt. Der Ausgangspunkt der Entwicklungsreihe der Säugetiermolaren ist nach dieser Theorie in einem Urtypus zu suchen, der in einer einzigen, kegelförmigen Zahnspitze bestand („haplodonter“ Zahntypus). Von ihm wird der „triconodonte“ Typus abgeleitet, der in einer Hauptspitze und einer mit dieser durch eine gerade Linie verbundenen Vorderspitze und Hinterspitze besteht, die kleiner sind als die Hauptspitze.

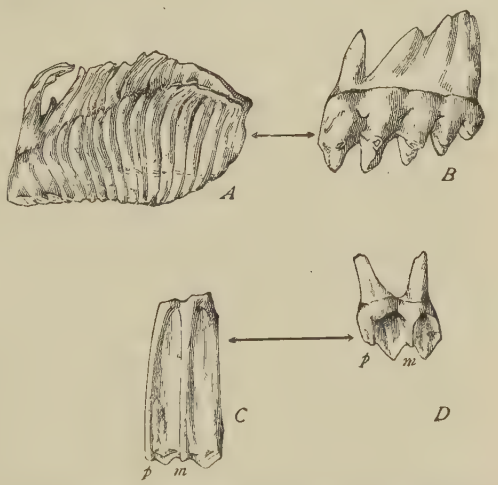


Fig. 624. Brachyodonte und hypsodonte Molarentypen der Ungulaten. A: hypsodont, hochkronig: Elephas meridionalis. B: brachyodont, niedrigkronig: Mastodon americanus. — C: hypsodont, hochkronig: Equus caballus. — D: brachyodont, niedrigkronig: Anchitherium aurelianense. (Nach *H. F. Osborn.*)

Neben dem triconodonten Typus tritt aber ein weiterer auf, bei dem die drei Spitzen der Krone nicht hintereinander stehen, sondern in Form eines Dreiecks angeordnet sind, so zwar, daß in den oberen Molaren die Spitze dieses Dreiecks nach innen („Trigon“), in den unteren Molaren aber nach außen („Trigonid“) gekehrt ist, so daß die Zahnspitzen wirksam ineinandergreifen können. Über die Ableitungsmöglichkeit dieses trituberkulären Typus vom triconodonten bestehen Meinungsverschiedenheiten. Nach der einen Auffassung ist die Bildung des Trigons und Trigonids durch eine Rotation der Nebenhöcker des triconodonten Backenzahnes entstanden, nach einer anderen Auffassung ist jedoch der trituberkuläre Zahn nicht auf den triconodonten zurückzuleiten, sondern die Nebenhöcker wären nach dieser zweiten Ansicht aus dem Basalband (Cingulum) eines einspitzigen Backenzahnes entstanden, in den oberen Molaren auf der Außenseite, in den unteren aber auf der Innenseite. Der Haupthöcker der oberen Molaren (an der Spitze des Höckerdreiecks) wird als Protocon, der entsprechende der unteren als Protoconid bezeichnet (Fig. 625).

Zu diesen primären drei Höckern des Trigons und Trigonids treten aber bei weiterer Spezialisation noch weitere Höcker dazu. Im oberen Molaren schiebt sich zwischen den vorderen Außenhöcker (Paracon) und den Protocon der vordere Zwischenhöcker (Protoconulus) ein, zwischen den hinteren Außenhöcker (Metacon) und den Protocon der hintere Zwischenhöcker (Metaconulus). Wenn zu diesen fünf Höckern am inneren Teile des Hinterrandes noch ein sechster Höcker

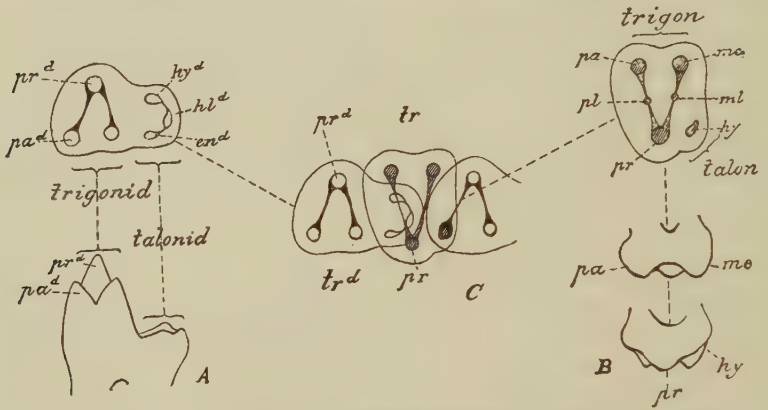


Fig. 625. Schema des Kronenbaues trituberkulärer Molaren. (Nach *H. F. Osborn.*)
A: Unterer, B: oberer Molar, C: Deckungsart der unteren und oberen Molaren. *pr* = Protocon, *pl* = Protoconulus, *pa* = Paracon, *me* = Metacon, *ml* = Metaconulus, *hy* = Hypocon, *tr* = Trigon, *pr d* = Protoconid, *pad* = Paraconid, *hyd* = Hypoconid, *hld* = Hypoconulid (oder Mesoconid), *end* = Entoconid, *trd* = Trigonid. Der in Fig. A nicht bezeichnete hintere Innenhöcker ist das Metaconid.

(Hypocon) tritt, so erhält der Zahn durch diesen „hinteren Innenhöcker" eine viereckige Form, wie dies bei den meisten Huftieren eingetreten ist. Der Hypocon wird auch zuweilen Talon genannt.

Die oberen Molaren können durch verschiedene sekundäre Schmelzbildungen in Gestalt von Höckern oder Pfeilern noch weiter kompliziert werden, die, soweit sie am Rande der Krone entstehen, aus dem Basalbande hervorzugehen pflegen.

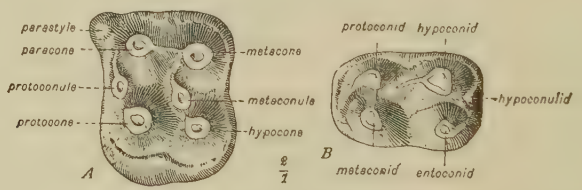


Fig. 626. A Oberer und B unterer Molar von Hyracotherium leporinum aus dem Yprésien (London Clay) Englands. $^2/_1$ nat. Gr. (Nach *R. Owen.*)

Der ursprüngliche Höckertypus der oberen Molaren differenziert sich je nach der verschiedenen Nahrungsweise und der durch dieselbe bedingten verschiedenen Funktion der Höcker in sehr abweichende Formen. So stellt sich der Zahn eines Raubtieres in ganz anderer Gestalt dar als der Zahn eines an die Pflanzennahrung angepaßten Huftieres. Auch die oberen Molaren der Huftiere waren, wie die paläontologischen Dokumente lehren, ursprünglich höckertragend (bunodont) und trituberkulär und haben sich erst später verbreitert, insbesondere durch das Hinzutreten des Hypocons (Fig. 626), aber auch auf anderen

Wegen ohne Ausbildung des Hypocons. Ursprünglich nur aus den sechs Höckern bestehend (nach Hinzurechnung des Hypocons), also wenighöckerig oder „oligobunodont", werden die oberen Molaren durch Hinzutreten neuer Höcker schließlich „polybunodont", wie z. B. die Backenzähne der Schweine, Mastodonten und Seekühe (z. B. Felsinotherium).

Dem Höckertypus steht der Jochzahntypus gegenüber. Dieser entsteht dadurch, daß sich zwischen den vorhandenen sechs Höckern

Fig. 627. Verschiedene Spezialisationswege der oberen Ungulatenmolaren. A, bunodont: Hyracotherium. — B, selenodont: Protoceras. — C, lophodont: Rhinoceros. — D, bunoselenodont: Palaeosyops. — E, lophobunodont: Tapirus. — F, lophoselenodont: Anchitherium. (Nach *H. F. Osborn.*)

des oligobunodonten Molaren Verbindungskämme entwickeln und die ursprünglich isolierten Höcker in diese Kämme oder „Joche" einbezogen werden. Entweder stellen sich diese Joche senkrecht zur Kieferachse und bilden Querjoche, so daß wir ein Vorderjoch (Protoloph) und ein Hinterjoch (Metaloph) zu unterscheiden haben (Fig. 627 E), wie dies bei den Tapiren oder unter den Rüsseltieren bei Dinotherium der Fall ist; oder es entsteht außer den beiden mehr oder weniger senkrecht zur Kieferachse stehenden Querjochen auch noch ein Außenjoch (Ektoloph) wie in den oberen Molaren der Nashörner usw. In den Raum zwischen den drei Jochen der oberen Nashornmolaren (Fig. 628) werden bei weiterer Spezialisation sekundäre Kämme und Leisten eingebaut, so eine vom Vorderjoch entspringende Schmelzleiste (Antecrochet) und eine vom Hinterjoch abzweigende Leiste in entgegengesetzter Richtung, das Crochet, zu welchen noch vom Ektoloph aus die Crista hinzutritt. Durch das weitere Wachstum dieser sekundären Falten und Kämme entstehen Gruben im Raume zwischen den drei Hauptjochen, die Fossetten. Dieser Zahntypus der oberen Nashornmolaren ist als oligolophodonter Typus dem vieljochigen oder polylophodonten gegenüberzustellen, wie er z. B. bei den Elefanten (Fig. 624 A) auftritt, wo es z. B. beim Mammut bis zur Ausbildung von 27 querstehenden, dünnen, lamellenartigen Jochen kommt.

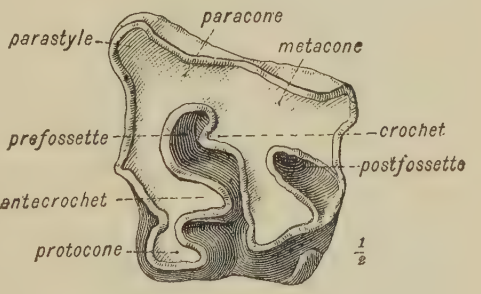


Fig. 628. Oberer linker Molar eines obermiozänen Rhinocerotiden: Teleoceras, in ½ nat. Gr. (Nach *H. F. Osborn.*)

Eine weitere Komplikationsform der Ungulatenmolaren ist der selenodonte Typus (Fig. 627 B). Hier erhalten die Höcker durch Ausbildung divergierender Kämme die Gestalt eines V und später die eines Halbmondes, so daß wir in einem solchen Zahn am Ende der Spezialisation zu einem selenodonten Molaren vier „Halbmonde", d. h. vier Höcker mit je einer mondsichelförmigen Abnützungsfläche vor uns haben.

Die unteren Molaren der Säugetiere sind in der Regel von den oberen sehr formverschieden und dieser Gegensatz kommt insbesondere bei den Huftieren zur Geltung. Ursprünglich besteht der untere Molar aus dem Trigonid, d. i. aus dem die Dreieckspitze des „Trigonids" bildenden Protoconid, oder Außenhöcker, sowie aus dem vorderen Innenhöcker (Paraconid) und dem hinteren Innenhöcker (Metaconid). Dies wäre ein Spiegelbild der oberen Trituberkularmolaren, wenn nicht am Hinterende des unteren Molaren noch ein Anhang, das „Talonid", hinzutreten würde, das als Antagonist des Protocons der oberen Molaren funktioniert (Fig. 625). Dieses Talonid umfaßt ursprünglich nur einen Höcker, das Hypoconid, so daß der untere Molar vierhöckerig erscheint, aber später entwickeln sich aus dem Talonid noch zwei weitere Höcker, das Entoconid als hintere Innenspitze und das Mesoconid (= Hypoconulid) als die am weitesten nach hinten vorgeschobene Endspitze des Talonids (Fig. 625).

Bei den jochzähnigen Huftieren bilden sich auch in den Unterkiefermolaren Joche aus (Vorderjoch = Protolophid und Hinterjoch = Metalophid), aber im allgemeinen bleibt der Spezialisationsgrad der unteren Molaren weit hinter dem der oberen Molaren zurück, so daß z. B. bei den Nashörnern die lose gefundenen Unterkiefermolaren in weit geringerem Grade die Zuweisung zu den einzelnen Gattungen und eine Feststellung der aufeinanderfolgenden Spezialisationsstufen gestatten als die oberen Molaren. In anderen Fällen folgen jedoch auch die unteren Molaren dem Spezialisationswege der oberen Molaren, so z. B. bei den Rüsseltieren.

Ein wichtiger Gegensatz der Bezahnung der Säugetiere und der Reptilien liegt in der Art des Zahnersatzes bzw. der Erneuerung der abgenützten Zähne. Bei den Reptilien ist der Ersatz der verbrauchten Zähne ein wiederholter und, wie es scheint, unbeschränkter. Nicht so bei den Säugetieren. Bei den Placentaliern sind ursprünglich vier aufeinanderfolgende Zahngenerationen vorhanden gewesen, die sich noch bei einigen lebenden, primitiven Säugetieren, wie z. B. beim Igel, nachweisen ließen. Bei der Mehrzahl der lebenden Placentalier sind nur zwei aufeinanderfolgende „Dentitionen" oder Zahngenerationen vorhanden, das Milchgebiß (laktеale Dentition) und das Ersatzgebiß (permanente Dentition). Vor dem laktealen Gebiß trat aber bei den placentalen Säugetieren ursprünglich noch eine prälaktеale, und nach dem permanenten noch eine postpermanente Dentition auf. Sonst sind, wie gesagt, nur das Milchgebiß und Ersatzgebiß bei den Placentaliern ausgebildet, doch kann es infolge weitgehender Spezialisation zu einer teilweisen oder gänzlichen Unterdrückung entweder der Milchdentition oder der Ersatzdentition kommen, so daß die Diphyodontie (Stufe mit zwei Dentitionen) der Monophyodontie (Stufe mit nur einer Dentition) Platz macht.

Man hat vielfach die Meinung vertreten, daß das Ersatzgebiß bei den Beuteltieren, bei denen höchstens ein Backenzahn gewechselt wird, sekundär unterdrückt worden sei und diese Ansicht entsprach der Vor-

stellung von einem engen genetischen Zusammenhang der beiden Hauptstämme der Säugetiere. Da jedoch der Ersatz des einen abgenützten Backenzahnes bei den Beuteltieren selbst auf zwei (von den Placentaliern) verschiedenen Wegen erfolgt, so kann von einer Marsupialiervorstufe des Placentalierstammes keine Rede sein. Auch die grundlegend verschiedene Art der Fortpflanzung bzw. der Ausbildung einer Placenta einerseits und des Beutels andererseits spricht gegen eine Ableitung der Placentalier von den Marsupialiern, die zwar von einer gemeinsamen Ahnengruppe abstammen müssen, aber schon sehr frühzeitig divergente Entwicklungswege eingeschlagen haben.

III. Einige der wichtigsten Spezialisationen der Säugetiere im Laufe der Stammesgeschichte.

Primitiver Zustand:	→	Spezialisierter Zustand:
I. Körpergröße.		
Klein (Spitzmausgröße bei den ältesten Gattungen)	→	im Laufe der Entwicklungsgeschichte stetig zunehmend.
II. Nahrungsweise.		
Ursprünglich insectivor	→	daraus abgeleitet: carnivor (z. B. Wolf), omnivor (z. B. Bär), herbivor (z. B. Pferd), myrmecophag (z. B. Ameisenbär), ichthyophag (z. B. Delphin), planktonophag (z. B. Grönlandwal), sowie die sekundären Veränderungen der Nahrungsweise, wie Wechsel der herbivoren mit der (sekundär) carnivoren, usw.
III. Bewegungsarten.		
Ursprünglich Klettertiere (arborikole Lebensweise), bei denen Daumen und Großzehe den übrigen Fingern und Zehen opponiert werden konnten	→	Greifzangenklettern (z. B. Beutelfüchse), Schwingklettern (z. B. Gibbon), Schreiten (z. B. Beutelwolf), Laufen (z. B. Gazelle), Springen (z. B. Springmaus), Fliegen (z. B. Fledermaus,) Schwimmen (z. B. Delphin), Graben (z. B. Maulwurf), sowie die sekundären Veränderungen der Bewegungsorgane (z. B. Hängeklettern der Faultiere, Springen der Känguruhs, die von Greifzangenkletterern abstammen, usw.).
IV. Skelettelemente.		
A. Schädel.		
Hirnkapsel klein, schmal	→	Hirnkapsel groß, breit, gewölbt
Schnauze lang	→	Schnauze verkürzt (z. B. Affe) oder extrem verlängert (z. B. Gangesdelphin)
Nasenlöcher am Vorderende der Schnauze	→	Nasenlöcher nach oben oder hinten verschoben (z. B. Delphin)
Knochen durch Nähte getrennt	→	Knochen verschmolzen (z. B. Hinterhaupt des Menschen)
Jochbogen geschlossen	→	Jochbogen rudimentär (z. B. Wale)
Augenhöhlen hinten offen, von der Schläfengrube nicht getrennt	→	Augenhöhlen hinten durch Knochenspange, später durch Wand abgeschlossen (z. B. bei den echten Affen)
Stirnbeine ohne Luftzellen	→	Stirnbeine mit Luftzellen (z. B. Elefant)
Schädeldach ohne Protuberanzen	→	Schädeldach mit Protuberanzen (z. B. Giraffe), später mit Geweihen (z. B. Hirsch)
Nasenbeine lang, schmal	→	Nasenbeine rudimentär (z. B. Delphin) bis fehlend (z. B. Dugong)

Schläfengrube groß	→ Schläfengrube klein
Tympanicum unten offen, ringförmig, frei	→ Tympanicum als geschlossener Knochenring, später aufgeblasen, mit dem Perioticum verwachsen (z. B. Fuchs, Wale)
Unterkiefer in der Symphyse durch Ligament verbunden	→ Unterkiefer in der Symphyse verschmolzen (z. B. Pferd)
Schädelprofil niedrig	→ Schädelprofil hoch (z. B. Elefant)
Schädeldach gerade	→ Schädeldach nach hinten oben ansteigend (z. B. Nashorn)
Unterkiefer mit Kronenfortsatz	→ Kronenfortsatz rudimentär (z. B. Finwal, Schuppentier)
Mastoideum als freier Knochen entwickelt	→ Mastoideum entweder bedeutend verlängert (z. B. Finwal) oder verkürzt, immer mit dem Petrosum verschmolzen (z. B. Pferd).

B. Wirbel.

7 Halswirbel	→ selten vermindert (auf 6 bei Manatus, Choloepus) oder vermehrt (Bradypus mit 9 Halswirbeln)
Halswirbel von der Größe und Länge der vorderen Brustwirbel	→ Halswirbel sehr stark verkürzt (z. B. Delphin) oder sehr stark verlängert (z. B. Giraffe)
alle Halswirbel frei	→ einige oder alle Halswirbel verschmolzen (z. B. Wale)
alle Brust- und Lendenwirbel frei	→ fest verschmolzen (z. B. Glyptodon)
Halswirbelkörper vorne und hinten mit ebenen Gelenkflächen	→ Halswirbel opisthocoel (z. B. Nashorn)
Wirbelepiphysen vorhanden	→ Wirbelepiphysen rudimentär (z. B. Metaxytherium)
Schwanz lang	→ Schwanz verkürzt (z. B. Bär, Luchs) bis rudimentär (z. B. Gorilla, Mensch)
Zygapophysen funktionell	→ Zygapophysen im hinteren Abschnitt der Wirbelsäule rudimentär (z. B. Bartenwale)
Sacrum aus 1—3 Wirbeln bestehend	→ entweder aus mehr Wirbeln bestehend (z. B. 13 bei Tolypeutes) oder verloren (z. B. Delphin).

C. Rippen.

Vordere Rippen zweiköpfig, hintere einköpfig	→ Auch die vorderen Rippen meist einköpfig (z. B. Grönlandwal).

D. Gliedmaßen.

Hand und Fuß fünfzehig	→ Finger und Zehenzahl verringert (z. B. auf 3 beim Nashorn, auf 2 bei der Gazelle, auf 1 beim Pferd), Seitenfinger und Seitenzehen rudimentär bis fehlend
Daumen und Großzehe opponierbar	→ Daumen und Großzehe nicht opponierbar (z. B. Bär)
Phalangenzahl (mit Ausnahme des Daumens und der Großzehe mit 2 Phalangen) in jedem Strahl 3	→ Phalangenzahl vermindert bei Reduktionen (z. B. im 4. Finger des Baumameisenfressers) oder vermehrt (z. B. im 2. Finger von Globiocephalus)
Fingergelenke ohne Laufkiele	→ Fingergelenke mit Laufkielen (z. B. Hirsch, Pferd)
Mittelhand- und Mittelfußknochen getrennt	→ drittes und viertes Metapodium zu einem „Kanonenbein" verwachsen (z. B. Gazelle, Hirsch)
Krallen vorhanden	→ Krallen fehlen (z. B. Wale, Seekühe)
alle Tarsalia frei	zwei oder mehr Tarsalia verschmolzen (z. B. Moschustier)
alle Carpalia frei	→ zwei oder mehr Carpalia verschmolzen (z. B. Rind)

Unterschenkel mit Tibia und Fibula	→ Fibula rudimentär (z. B. Pferd, Hirsch)
Unterarm mit Radius und Ulna	→ Ulna rudimentär (z. B. Pferd)
Humerus mit Foramen entepicondyloideum	→ Foramen fehlt (z. B. Pferd)
Hand und Fuß beim Gehen „plantigrad" (mit der vollen Sohlenfläche dem Boden aufliegend)	→ Mittelhand und Mittelfuß über dem Boden erhoben, schließlich auch die beiden oberen Phalangen, Hand und Fuß in diesem Falle „digitigrad" (z. B. Rind, Pferd, Elefant)
Ilium schmal, schlank	→ Ilium breit, schüsselförmig (z. B. Megatherium, Elefant)
Becken aus Ilium, Pubis, Ischium bestehend	→ Beckenknochen reduziert, meist das Pubis bei funktionslosem Becken zuerst verlorengehend (z. B. Wale, Seekühe)
Hintere Gliedmaßen vorhanden	→ hintere Gliedmaßen rudimentär (z. B. Wale, Seekühe)
Schlüsselbein vorhanden	→ Schlüsselbein verloren (z. B. Ungulaten, Wale, die meisten Raubtiere).

E. Gebiß.

Bei Placentaliern aus 3 Schneidezähnen, 1 Eckzahn, 4 Prämolaren und 3 Molaren (in jeder Kieferhälfte) des definitiven Gebisses (zusammen 44) bestehend	→ durch Reduktion, namentlich im Schneidezahn- und Eckzahnabschnitt, vermindert (z. B. Huftiere), zuweilen im Molarenabschnitt zuerst reduziert (z. B. Katze), mitunter gänzlich verlorengegangen (z. B. Stellersche Seekuh, Schuppentier, Ameisenfresser, Bartenwal); in seltenen Fällen vermehrt (z. B. Riesengürteltier, Delphin)
Zahnkronen mit Schmelzkappe überzogen	→ Schmelzkappe der Zahnkronen verloren (z. B. Dugong, Pottwal, Gürteltiere, Faultiere)
Backenzähne mehrwurzelig	→ Backenzähne einwurzelig (z. B. Delphin)
Zahnkronen niedrig (brachyodont)	→ Zahnkronen hoch (hypsodont)
Wurzelöffnung frühzeitig geschlossen	→ Wurzelöffnung (Pulpa) spät geschlossen (z. B. Pferd) oder offenbleibend (z. B. Schneidezähne der Nagetiere und Elefanten)
Backenzähne trituberkulär	→ Backenzähne multituberkulär (z. B. Schwein) oder durch Reduktion einspitzig geworden (z. B. Pottwal); Kronenbau sehr kompliziert (z. B. Pferd, Elefant, Bär, Schwein, Brechscherenzahn des Löwen), oder sekundär vereinfacht (z. B. Dugong)
Ersatz der abgenutzten Vorderzähne des Milchgebisses (Schneidezähne, Eckzähne und Milchbackenzähne) durch das Ersatzgebiß (bei Placentaliern)	→ Unterdrückung des Ersatzgebisses (z. B. Metaxytherium und Elefant, im Prämolarenabschnitt)
Prämolaren anders gestaltet als die Molaren	→ Prämolaren molarenähnlich („molarisiert", z. B. Pferd)
Zahnwechsel bzw. Ersatz der abgenutzten Zähne durch vertikale Verdrängung	→ Ersatz bzw. Verdrängung der abgenutzten Zähne aus den Kiefern durch horizontale Verdrängung (z. B. Lamantin, Elefant)
Alle Backenzähne nach Durchbruch des hintersten Molaren gleichzeitig in Funktion stehend	→ gleichzeitig nur einer (bis zwei halbe) in Funktion stehend (z. B. Elefant)
Zähne nur als Ernährungsapparate (Fangapparate oder Zerkleinerungsapparate) funktionierend	→ Zähne als Waffen funktionierend (z. B. Walroß)

usw.

IV. Übersicht der Unterklassen und Ordnungen der Säugetiere.

Erste Unterklasse: Eplacentalia.

1. Ordnung: Prototheria (Ursäugetiere).

Die lebenden Überreste dieses Stammes, die durch das Schnabeltier (Ornithorhynchus) sowie die verschiedenen Arten der Schnabeligel (Echidna und Proechidna) repräsentiert werden und auf die australische Faunenregion (Australien, Tasmanien, Neu-Guinea) beschränkt sind, gehören einem sehr alten, wahrscheinlich noch im Paläozoikum von den Reptilien abgezweigten Ast an, der kaum in die direkte Ahnenreihe der höheren Säugetiere fällt. Die wenigen fossilen Reste aus dem Plistozän Australiens sind für die Vorgeschichte der Monotremen ganz bedeutungslos, da sie den lebenden Gattungen Echidna und Ornithorhynchus angehören.

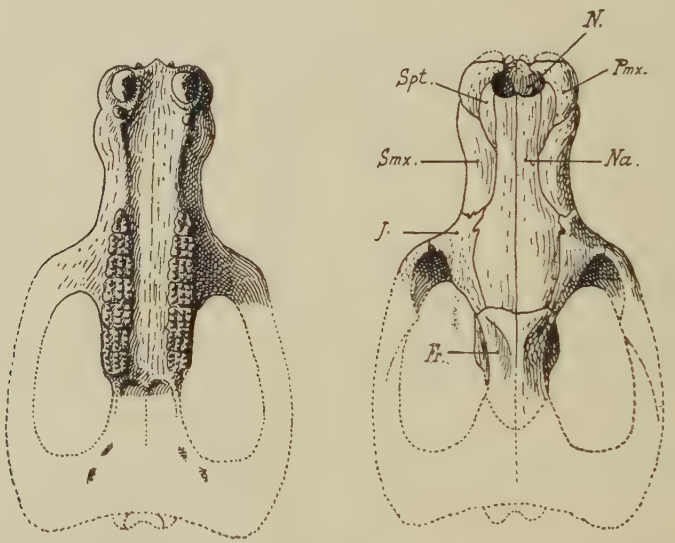


Fig. 629. Rekonstruktion des Schädels von Tritylodon longaevus Owen, aus der Trias des Basutolandes, Südafrika. — Links: Unteransicht, rechts: Oberansicht des Schädels, letztere in den Grundzügen nach *R. Broom*. — *Fr.* = Frontale, *J.* = Jugale, *N.* = Nasenöffnung, *Na.* = Nasale, *Pmx.* = Praemaxillare, *Smx.* = Supramaxillare, *Spt.* = Septomaxillare (= Nariale).

Hingegen ist eine Gruppe fossiler Säugetiere, die man bisher meist den Beuteltieren einzureihen pflegte und unter dem Begriffe der Multituberculata (Allotheria) zusammengefaßt hat, nach neueren Untersuchungen wohl als sehr nahe Verwandte und wahrscheinlich sogar als die Ahnengruppe der lebenden Monotremen zu betrachten. Zu dieser Gruppe gehört wahrscheinlich einer der ältesten bisher bekannten Säugetierreste, Tritylodon longaevus (Fig. 629) aus der Trias Südafrikas, dem sich der ungefähr gleichalterige Triglyphus Fraasi sowie andere, bisher aus einzelnen Zähnchen bekannte Gattungen (Microlestes, Oligokyphus u. a.) aus dem Rhät Württembergs mehr oder weniger enge anschließen. Von Tritylodon ist nur der Vorderteil des Schädels bekannt, in dem ein aus zwei Zahnpaaren bestehendes Vordergebiß durch ein großes Diastem von dem aus sieben Zahnpaaren bestehenden Mahlgebiß getrennt wird. Der Grundplan des Tritylodonmolaren besteht aus drei parallelen Längs-

reihen kleiner Höcker (daher die Bezeichnung „multituberkulat"). Genauer bekannt ist der Schädel und Zahnbau der mit Microlestes aus der obersten Trias (Rhät) Württembergs beginnenden Familie der Plagiaulacidae, die im oberen Jura und in der Unterkreide durch die Gattung Plagiaulax vertreten sind und im Untereozän mit Ptilodus (Fig. 630) erlöschen. Bezeichnend für diese Formen ist die Ausbildung eines stark vergrößerten, eigentümlich spezialisierten Backenzahnes im Unterkiefer, der wahrscheinlich die Aufgabe hatte, beim Ausgraben und Abschneiden von Wurzeln eine Rolle zu spielen. Obgleich sich derselbe Zahntypus bei der lebenden Beutelratte Bettongia wiederfindet, so ist doch kein Zweifel, daß es sich hier nur um konvergente Anpassungserscheinungen handeln kann. Eine weitere Familie der Multituberkulaten sind die Polymastodontidae mit der Gattung Polymastodon (Fig. 631 A) aus dem untersten Eozän (Paleozän: Puerco Beds) von Neumexiko. Ob die Polydolopidae aus dem Untereozän hier anzuschließen oder den Marsupialiern einzureihen sind, ist einstweilen noch nicht entschieden.

Fig. 630. Schädel und Unterkiefer von Ptilodus gracilis aus dem Basaleozän (Fort-Unionformation) von Montana. Nat. Gr. (Rekonstruktion auf Grundlage der Abbildungen von *J. W. Gidley*.)

Soweit die Schädelreste der bisher genannten Multituberkulaten, von denen Ptilodus und Polymastodon in Betracht kommen, einen morphologischen Vergleich mit den lebenden Monotremen zulassen, die ja infolge hochgradiger und einseitiger Anpassungen das primitive Bild eines Ursäugerschädels nur in starker Verzerrung zeigen, finden wir ein allen Formen gemeinsames Merkmal in der Reduktion des Jugale, das auf einen kleinen Keil am Ober- und Vorderende des Jochbogens beschränkt ist, während der das Squamosum im Jochbogenabschnitt unterschiebende Knochen ein Fortsatz des Supramaxillare ist (R. Broom, 1914). Die gleichen, überaus bezeichnenden Lageverhältnisse in Verbindung mit starker Reduktion des Jugale finden sich aber auch bei der Gattung Desmostylus aus tertiären Strandablagerungen der pazifischen Küstenregion (Oberoligozän von Vancouver Island, Untermiozän von Japan, Oregon, Kalifornien), die früher bald den Proboscidiern, bald den Sirenen ein-

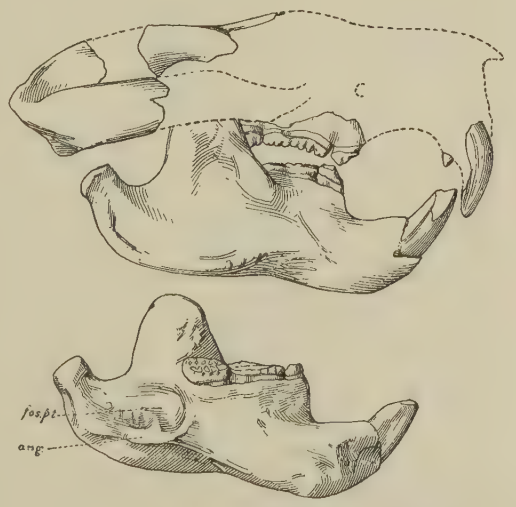


Fig. 631 A. Schädel und Unterkiefer von Polymastodon taoense, in ca. $^2/_5$ nat. Gr. — Puerco Beds, Neu-Mexiko. (Nach *W. D. Matthew*, aus *W. K. Gregory*, 1910.)

gereiht wurde. Das Gebiß dieser Gattung, deren Schädel eine bedeutende Länge erreicht (bei Desmostylus japonicus etwa 90 cm) ist als multituberkulat zu bezeichnen; es besteht aus vier Backenzahnpaaren im Jugendzustand, deren hinterstes durch ein einer späteren

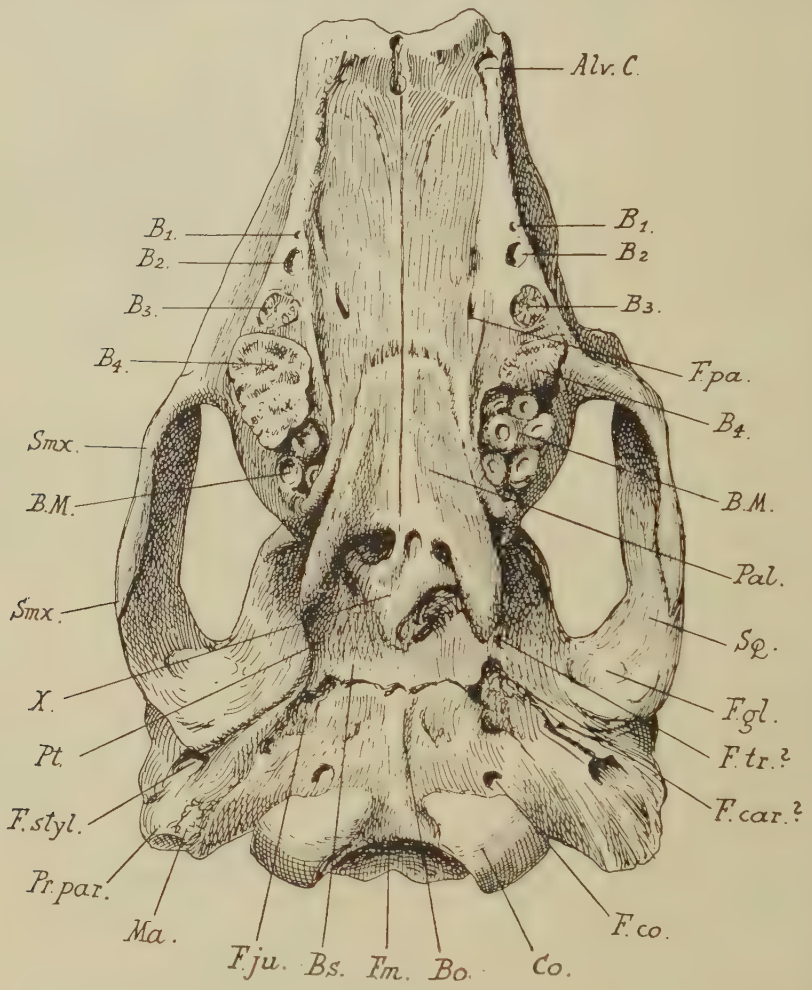


Fig. 631 B (a).

Fig. 631 B. Desmostylus hesperus Hay. Schädel von der Unterseite und von rechts gesehen. Miozän von Oregon, Mündung des Spencer Creek in die Yaquina Bay. Länge des erhaltenen Schädelteiles 31 cm (Schnauze fehlt). (Nach *O. Abel*, 1922.) *Alv. C.* = Alveole für den linken Eckzahn, B_1.—B_4. = erster bis vierter Backenzahn des „Milchgebisses", *B. M.* = Backenzahn des permanenten Gebisses, *Bo.* = Basioccipitale, *Bs.* = Basisphenoideum, *Co.* = Condylus occipitalis, *F.* = Frontale, *F. car.* = Foramen carotidicum, *F. co.* = Foramen condyloideum, *F. gl.* = Fossa glenoidalis, *F. io* = Foramen infraorbitale, . *ju.* = Foramen jugulare, *F. m.* = Foramen magnum, *F. o.* = Foramen occipitale, *F. pa.* = Foramen palatinum, *F. s. sq.* = Foramen suprasquamosale, *F. sq.* = Foramen squamosale. *F. styl.* = Foramen stylomastoideum, *F. tr.* = Foramen transversum, *Ju.* = Jugale, *L.* = Lacrymale, *Ma.* = Mastoideum, *M. a. e.* = Meatus auditorius externus, *N.* = Nasale, *Os.* = Orbitosphenoideum, *Pa.* = Parietale, *Pal.* = Palatinum, *Pmx.* = Praemaxillare, *Pr. par.* = Processus paroccipitalis, *Pt.* = Pterygoideum, *Smx.* = Supramaxillare, *So.* = Supraoccipitale, *Sq.* = Squamosum, *X.* = unbestimmter Knochen.

Dentition angehörendes ersetzt wird (Fig. 631 B). In der entenschnabelartig verbreiterten und sehr zart gebauten Schnauze (Fig. 631 C) stehen zwei fast horizontal nach vorne abstehende Stoßzähne (Eckzähne), denen im Unterkiefer gleichfalls ein horizontal gerichtetes Eckzahnpaar

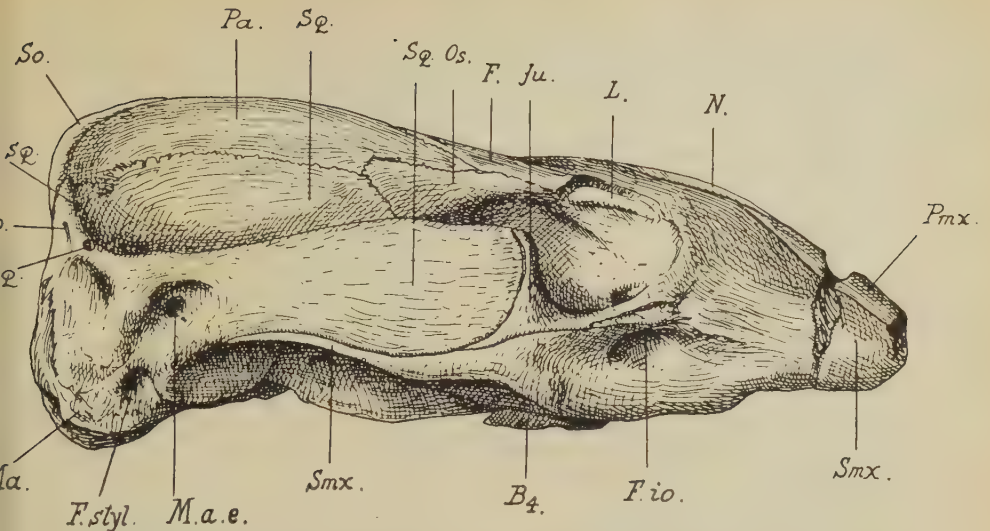


Fig. 631 B (b). Figurenerklärung s. Fig 631 B (a) auf S. 432. (Nach *O. Abel*, 1922.)

und ein Schneidezahnpaar gegenüberstehen. Diese Verhältnisse machen das stark reduzierte Gebiß von Ornithorhynchus verständlicher, das gleichfalls aus vier Backenzahnpaaren und einem nur mehr in der Anlage nachweisbaren Ersatzbackenzahnpaar besteht, während das bisher unbekannte Vordergebiß des Schnabeltieres durch eine obere (Eckzahn-)Alveole (Fig. 631 D) und zwei untere Alveolenpaare (Fig. 631 E) angedeutet erscheint. Die Backenzähne von Ornithorhynchus werden von Hornplatten, die in der Mundschleimhaut entstehen, allseitig untergriffen und aus den Alveolen herausgehoben, so daß während des späteren Le-

Fig. 631 C. Schädel und rechter Unterkieferast von Desmostylus japonicus Tokunaga et Iwasaki, aus dem Miozän von Togari in Kanigori (Provinz Mino), Japan, von oben gesehen. Das Hinterhaupt fehlt. Länge des erhaltenen Schädelteiles 55 cm. (Nach *S. Joshiwara* und *J. Iwasaki*.)

bens nur Hornplatten als Mahlwerkzeuge beim Schnabeltiere funktionieren. Da an der Stelle, wo bei Desmostylus der horizontalgestellte Eckzahn liegt, beim Schnabeltier ein langer, schmaler „Hornzahn" auf-

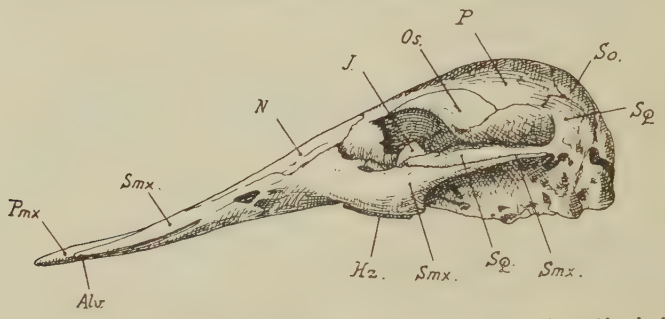


Fig. 631 D. Ornithorhynchus paradoxus Bl., Schädel von links in nat. Gr. *Alv.* = Alveole für den rudimentären Eckzahn, *Hz.* = Hornzahn, *Os.* = Orbitosphenoid. Die übrigen Abkürzungen vgl. S. 360.

tritt, ist die Ableitung des Vordergebisses von Ornithorhynchus von einem Anpassungstypus, wie wir ihn bei Desmostylus noch ausgebildet finden, sehr wahrscheinlich. Damit fällt einiges Licht auf die Frage nach der Herkunft der Monotremen, die in engeren Beziehungen zu den miozänen Desmostyliden zu stehen scheinen. Daraus würde sich die Schlußfolgerung ergeben, daß die Vorfahren von Ornithorhynchus in marinen Küstenbewohnern zu suchen sind und daß die lebenden Monotremen nur die letzten, hochgradig und einseitig spezialisierten Überreste der Multituberkulaten darstellen (O. Abel, 1922).

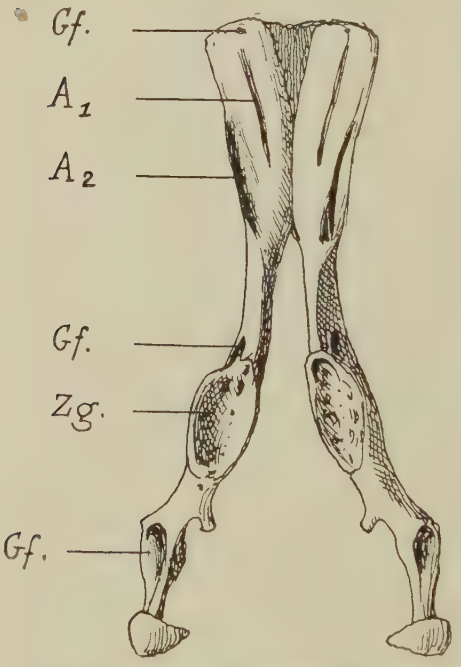


Fig. 631 E. Ornithorhynchus paradoxus Bl. Unterkiefer von oben. *Gf.* = Gefäßlöcher, A_1 = Alveole für einen vorderen rudimentären Stoßzahn (Inzisiv), A_2 = Alveole für den rudimentären Eckzahn, *Zg* = Grube für den rudimentären Backenzahn, in welcher später der Hornzahn zu liegen kommt, der den ersteren heraushebt und ersetzt. (Nach *O. Abel*, 1922.)

2. Ordnung: Marsupialia (Beuteltiere).

Durch die Ausscheidung der Multituberkulaten aus der Gruppe der Marsupialier ist die Zahl der fossilen Vertreter dieser Ordnung stark vermindert worden. Mit Vorbehalt sind zu den Marsupialiern mehrere Gattungen aus dem oberen Jura Englands zu stellen, die sich den Marsupialiern noch am zwanglosesten einreihen lassen (Fig. 635 *II*), obwohl neben ihnen bereits Typen erscheinen, die höchstwahrscheinlich zu den Placentaliern, und zwar zu den Insectivoren, gehören (Fig. 635 *III*).

Die Beuteltiere können nach unseren jetzigen Kenntnissen keinesfalls als die direkten Ahnenformen der Placentalier angesehen werden.

Das Fehlen der Placenta bei den Marsupialiern ist nicht als ein primäres, sondern als ein sekundäres anzusehen; bei mehreren Marsupialiern ist eine Placenta in rudimentärem Zustande nachgewiesen worden (zuletzt von T. Th. Flynn, 1922), die beweist, daß die Brutpflege in einem Beutel (Marsupium) als eine spezielle Anpassung, keinesfalls aber als eine Vorstufe der Placentation der Placentatiere anzusehen ist.

Fig. 632. Unterkiefer von Abderites crassiramis aus dem Miozän Patagoniens (Santa-Cruz-Schichten). $^1/_2$ nat. Gr. (Nach *F. Ameghino.*)

Fig. 633. Schädel von Thylacoleo carnifex aus dem Plistozän von Queensland. i = Inzisiven, c = Eckzahn, p und m = Backenzähne, $^1/_6$ nat. Gr. (Nach *A. Smith-Woodward.*)

Die erste Unterordnung der Beuteltiere wird von den polyprotodonten Beuteltieren (Polyprotodontia) gebildet, die die räuberischen Formen umfassen. Die fossilen Reste von Polyprotodontiern aus dem Tertiär Europas gehören den Beutelratten (Didelphyidae) an (z. B. Didelphys aus dem Obereozän bis Untermiozän Europas, seit dem Eozän in Nordamerika lebend); in Südamerika sind (im Eozän und Miozän Patagoniens) Vertreter der Dasyuridae entdeckt worden, die als die Ahnen des heute nur in Tasmanien lebenden Beutelwolfes (fossil auch aus Neusüdwales und Queensland bekannt) anzusehen sind, wie Amphiproviverra und Prothylacinus (Fig. 636) aus dem Miozän Patagoniens. Borhyaena aus dem patagonischen Miozän erreichte die Größe eines kleinen Braunbären und war wahrscheinlich ein Aasfresser, wofür die kräftigen, stumpfkonischen und enge geschlossenen Zähne sprechen. Von den Polyprotodontiern führt keine Verbindung zu den placentalen Raubtieren, wie man früher zuweilen angenommen hat.

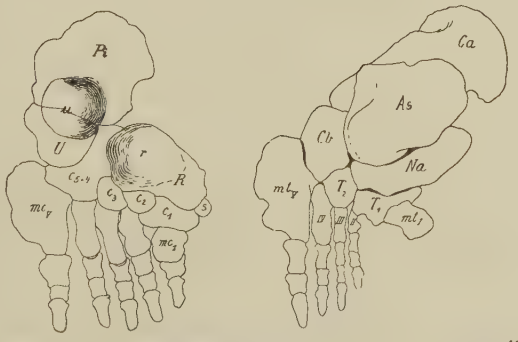


Fig. 634 A. Links: Hand, rechts: Fuß von Diprotodon australis aus dem Plistozän Südaustraliens. Pi = Pisiforme, U = Ulnare, R = Radiale, u = Gelenkfläche gegen die Ulna, r = Gelenkfläche gegen den Radius, s = Sesambein, c_{1-5} = distale Carpalia, mc = Metacarpalia, Ca = Calcaneus, As = Astragalus, Cb = Cuboid, Na = Naviculare, T_1, T_2 = Tarsalia, mt = Metatarsalia, *II*, *III* *IV* = Metatarsalia der 2.—4. Zehe. $^1/_8$ nat. Gr. (Nach *E. C. Stirling.*)

Die zweite Unterordnung der Beuteltiere wird von den pflanzenfressenden Diprotodontiern gebildet, die gleichfalls noch heute am Leben sind. Mit Ausnahme der südamerikanischen Gattung Caenolestes sind sie heute auf Australien beschränkt; man kennt jedoch fossile Vertreter aus dem Miozän Patagoniens und dem Plistozän Australiens. Einzelne Gattungen (z. B. Abderites, Fig. 632) besaßen ein sehr eigenartiges Gebiß mit einem großen, an die Plagiaulaciden erinnernden, gerieften Backenzahn im Unterkiefer. Zu den Beutelfüchsen oder Phalangeriden

gehört eine sekundär carnivor gewordene Gattung (Thylacoleo, Fig. 633) aus dem Plistozän Australiens. Das nashorngroße Diprotodon aus derselben Zeit der Erdgeschichte, das in mehreren gut erhaltenen Skeletten in den Salzsümpfen des Lake Callabonna in Südostaustralien entdeckt wurde, ist ein Verwandter der lebenden Wombate (Phascolomyiden) und fällt besonders durch sein hochgradig spezialisiertes Gliedmaßenskelett auf (Fig. 634 A).

In die Verwandtschaft von Diprotodon gehört auch die erst 1921 bekannt gewordene, durch die enorm vergrößerten Jochbogen und deren absteigende Fortsätze sehr auffallende Gattung Euryzygoma aus dem Plistozän Queenslands (Fig. 634 B).

Zweite Unterklasse: Placentalia (Placentatiere).

1. Ordnung: Pantotheria.

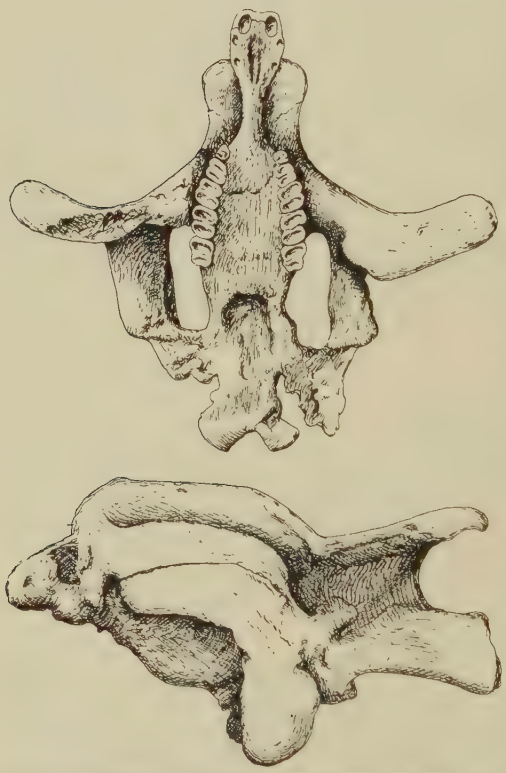


Fig. 634 B. Schädel von Euryzygoma dunense Longman, aus dem Plistozän von Brigalow, Darling Downs, Queensland. — Ungefähr $^1/_{10}$ nat. Gr. — (Länge 63,4 cm, Breite zwischen den Jochbögen 68 cm). In der Seitenansicht (untere Fig.) ist die Verbindung zwischen Nasalia und Praemaxillaria ergänzt, ebenso das Verbindungsstück zwischen den Nasalia und Frontalia in der Unteransicht (obere Fig.) (Nach Photographien von *H. A. Longman*, 1921, umgezeichnet und zum Teil rekonstruiert.)

In der Juraformation und später noch in der oberen Kreideformation treten kleine, nur durch isolierte Zähne und Kieferreste bekannte Säugetiere auf, welche Eigenschaften der Marsupialier mit solchen der Insectivoren verbinden und darum vielfach als eine Übergangsgruppe zwischen beiden Stämmen angesehen worden sind. Es scheint jedoch, daß die Ähnlichkeiten mit den Marsupialiern nur auf Rechnung der geringen Spezialisationshöhe dieser primitiven Formen zu setzen sind und daß sie eher den Placentaliern zuzurechnen sind. die wahrscheinlich schon in sehr früher Zeit, vermutlich schon in der unteren Trias, wenn nicht schon im oberen Perm, von den Reptilien abgezweigt sind. Sie unterscheiden sich von den fleischfressenden Beutlern durch den Mangel des eingezogenen Unterkieferwinkels. H. Winge (1917) betrachtet sie trotzdem als echte Beuteltiere.

2. Ordnung: Insectivora (Insektenfresser).

Die Insektenfresser sind als die eigentliche Stammgruppe der höheren Säugetiere anzusehen. Sie fehlen heute in Australien und sind

auch fossil von dort nicht bekannt. Da Necrolestes, der im Miozän Südamerikas entdeckt wurde, nicht zu den Insektenfressern gehört (man hatte ihn früher den Goldmullen zugerechnet), sondern nach H. Winge ein Beuteltier ist, so sind auch aus Südamerika bis jetzt keine fossilen Insektenfresser bekannt.

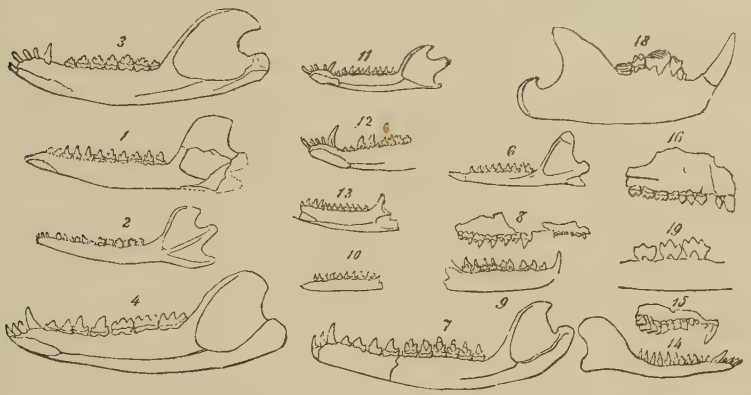


Fig. 635. Die Kiefer primitiver Säugetiere aus dem Jura Englands. Nat. Gr. I. Prototheria, Allotheria, Plagiaulacidae: Plagiaulax (18), Bolodon (16). II. Marsupialia, Polyprotodontia, Triconodontidae: Amphilestes (1), Triconodon (4), Phascolotherium (3), Spalacotherium (7), Peralestes (8), III. Placentalia, Pantotheria: Amphitherium (2), Peramus (6), Leptocladus (10), Amblotherium (11), Achyrodon (13), Peraspalax (9), Phascolestes (12), Stylodon (14), Kurtodon (= Athrodon) (15). IV. Incertae sedis: Stereognathus (19). (Nach *H. F. Osborn*, 1888.)

Obwohl die lebende Gattung Galeopithecus in den vorgeschrittenen Anpassungen an das Fallschirmfliegen einen einseitig hoch spezialisierten Seitenzweig darstellt, so scheint sie doch im Baue des Schädels und Gebisses dem primitiven Ausgangspunkt des Insektivorenstammes am nächsten zu stehen. Fossile Galeopitheciden sind leider bis jetzt unbekannt.

Die erloschene Familie der Leptictiden aus dem Untereozän bis Oligozän Nordamerikas ist im Baue der Molaren primitiv, weist aber

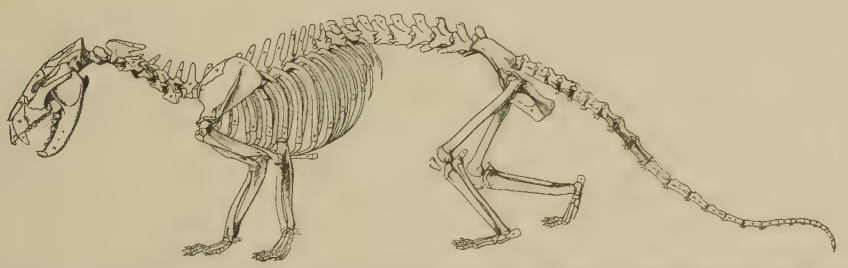


Fig. 636. Rekonstruktion des Skelettes von Prothylacinus patagonicus aus dem Miozän (Santa-Cruz-Schichten) Patagoniens, in ungefähr $^1/_{12}$ nat. Gr. (Skelettlänge etwa 140 cm.) Die Großzehe ist zwar noch vorhanden, aber stark verkümmert. (Nach *W. J. Sinclair.*)

im Schneidezahnabschnitt Reduktionserscheinungen auf, kommt also als Ahnengruppe der übrigen Familien nicht in Betracht. Die Talpiden (Maulwürfe) sind eine sehr alte Familie, doch sind die ältesten Arten aus dieser Gruppe erst aus dem Tertiär bekannt geworden. Ihnen reihen sich die gleichfalls sehr primitiven Spitzmäuse oder Soriciden an, deren älteste Gattungen im Oligozän Nordamerikas gefunden worden sind. Auch der uralte Stamm der Igel oder Erinaceidae ist erst seit dem Oligozän durch fossile Gattungen vertreten.

Zu den Insectivoren werden auch die merkwürdigen Tillotheriiden gestellt, die seinerzeit als eine selbständige Säugetierordnung betrachtet wurden, da sie Merkmale der Nagetiere mit solchen der Insektenfresser verbinden; es scheint sich jedoch hier nur um einen Seitenzweig der Insektenfresser zu handeln, der die insectivore Nahrungsweise mit einer herbivoren und zwar nagenden vertauscht hat. Man kennt die Tillotheriiden nur aus dem unteren und mittleren Eozän.

Diesen Gruppen sind noch weitere anzureihen, wie die Macroscelididen und Centetiden, die aber fossil keine besondere Rolle spielen. Dazu kommen aber wahrscheinlich noch einige weitere Gruppen, über deren systematische Stellung jedoch weitgehende Meinungsverschiedenheiten herrschen. So werden einige dieser Formenreihen von einzelnen Autoren den Insektenfressern, andere den Halbaffen, andere den primitiven Huftieren usw. eingereiht. Diese Unterschiede in der Beurteilung der Stammeszugehörigkeit sind darin begründet, daß die Wurzeln der höheren Säugetierstämme in den Insectivoren zusammenlaufen und es sehr schwer ist, scharfe Grenzen zwischen den primitiven Vertretern dieser Stämme zu ziehen.

3. Ordnung: Chiroptera (Fledermäuse).

Die Fledermäuse sind aus Insektenfressern wahrscheinlich schon vor der Eozänzeit hervorgegangen. Sie werden in zwei Gruppen geteilt: 1. Microchiroptera (kleine, insektenfressende Formen) und 2. Megachiroptera (große, fruchtfressende Formen). Die Mehrzahl der fossilen Chiropteren gehört der ersten Gruppe an; man kennt fossile Fledermäuse seit dem Eozän.

4. Ordnung: Carnivora (Raubtiere).

Die beiden wichtigsten und artenreichsten Stämme der Säugetiere sind die Huftiere und Raubtiere. Die ersteren haben infolge einer weitgehenden Differenzierung der Bewegungsarten und der Nahrungsweise eine Fülle verschiedener Formen hervorgebracht, die sich im allgemeinen Habitus sowohl, wie auch im Schädelbau, im Gebiß und in der Spezialisation der Gliedmaßen sehr stark voneinander unterscheiden. Dagegen sind die Raubtiere eine Gruppe von Säugetieren geblieben, die sich merkwürdig konservativ verhalten, was die Bewegungsart und auch was die Nahrungsweise betrifft. Nur die beiden von terrestrischen Raubtieren abgezweigten Stämme der Robben und der Wale sind abweichend spezialisiert, und namentlich der Stamm der Wale oder Cetaceen hat eine reiche Fülle verschiedener Formen hervorgebracht. In der Spezialisation des Gehirnes haben die Carnivoren jedoch einen sehr hohen, die Huftiere weit übertreffenden Ausbildungsgrad erreicht, der sich nur dem der Primaten an die Seite stellen läßt.

Obwohl die Wale oder Cetaceen sicher von den Raubtieren abstammen, so werden sie doch in der Regel denselben als eigene Ordnung angereiht. Nur die Ottern, bei denen die Anpassungen an das Wasserleben noch keine hohe Stufe erreicht haben, werden im Kreise der Carnivoren belassen, ebenso wie die bereits höher spezialisierten Robben oder Pinnipedier.

Das Gebiß der ältesten Raubtiere ist dem der Insectivoren, aus denen sie hervorgegangen sind, noch sehr ähnlich. Erst allmählich

stellt sich das Bedürfnis nach der Ausbildung eines Brechscherenapparates zur Verkleinerung der Nahrung ein. Die Wege zur Schaffung eines solchen Gebisses, das zur Zerkleinerung der Beute besser geeignet ist, als das aus vielen spitzigen Zähnen bestehende Gebiß der Insektenfresser, sind jedoch verschieden. Bei den heute lebenden Carnivoren, die wir als „Fissipedier" zusammenzufassen pflegen, sind der obere vierte Prämolar und der ihm gegenüberstehende untere erste Molar vergrößert und beide bilden zusammen eine „Brechschere". Anders ist dagegen der dem gleichen Zwecke dienende Apparat der anderen, älteren Stämme der Carnivoren beschaffen. Zuerst sind nicht der obere vierte Prämolar und der untere erste Molar in der angedeuteten Weise vergrößert worden, sondern der obere zweite Molar und der ihm gegenüberstehende untere dritte Molar. Beide konnten sich jedoch, da ihnen eine Vergrößerung nach vorn unmöglich war, nur in der Richtung nach hinten ausdehnen; eine wesentliche Größenzunahme war aber auch in dieser Richtung nicht möglich. Mehr Platz fanden bereits die bei einem zweiten Stamme der Carnivoren zu einem Brechscherenapparate ausgestalteten oberen ersten Molaren und unteren zweiten Molaren, da die hinter ihnen stehenden Zähne nicht mehr zur Entfaltung gelangen konnten und unterdrückt wurden. Noch mehr Platz bot jedoch die Lösung des Problems der Schaffung eines aus großen Zähnen bestehenden Brechscherenapparates in dem Falle, der uns bei den lebenden Carnivoren entgegentritt. Hier konnten der obere vierte Prämolar und der untere erste Molar ungehindert sich ausdehnen, bis sie das für ihre Funktion nötige Ausmaß erreicht hatten. So sind in den Kiefern der Katzen und Hyänen schließlich die hinter der Brechschere folgenden Backenzähne, da kein Platz mehr für sie vorhanden war, rudimentär geworden.

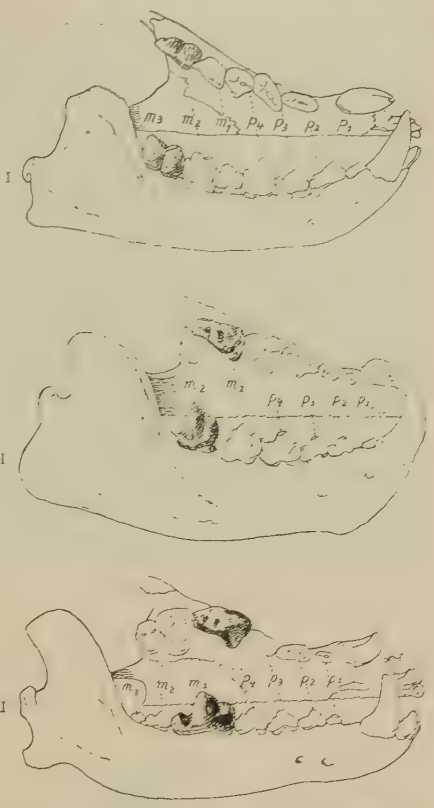


Fig. 637. Die verschiedenen Wege der Ausbildung des Brechscherenapparates im Carnivorengebiß. I. Hyaenodon, II. Oxyaena, III. Wolf. (Nach *W. D. Matthew.*)

Fig. 638. Vulpavus profectus, Unterer Bridger, Wyoming. ¼ nat. Gr. (Nach *W. D. Matthew.*)

Die drei verschiedenen Wege der Schaffung eines Brechscherengebisses bei den Carnivoren sind bei den drei Stämmen der Hyaeno-

dontiden (erloschen), der Oxyaeniden (erloschen) und der verschiedenen, aus der Gruppe der Eucreodi hervorgegangenen Stämme der

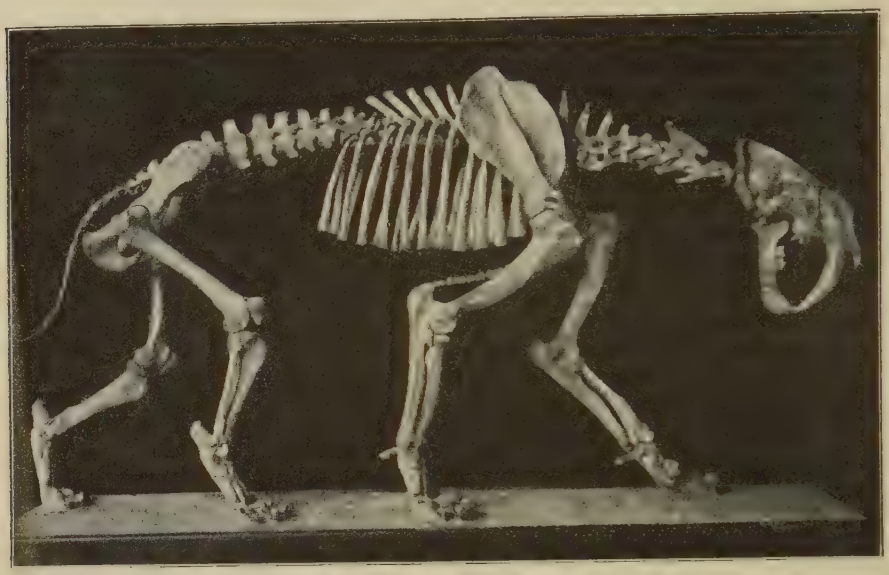


Fig. 639. Skelett des kurzschwänzigen Smilodon neogaeus aus dem plistozänen Pampaslehm Argentiniens. Original im Museum in New York. Größe die eines starken Tigers. — (Nach *H. F. Osborn.*)

noch lebenden Raubtiere verwirklicht worden (Fig. 637). Ein weiterer Stamm, bei dem es überhaupt nicht zur Schaffung einer „Brechschere" kam, sind die Acreodi (erloschen).

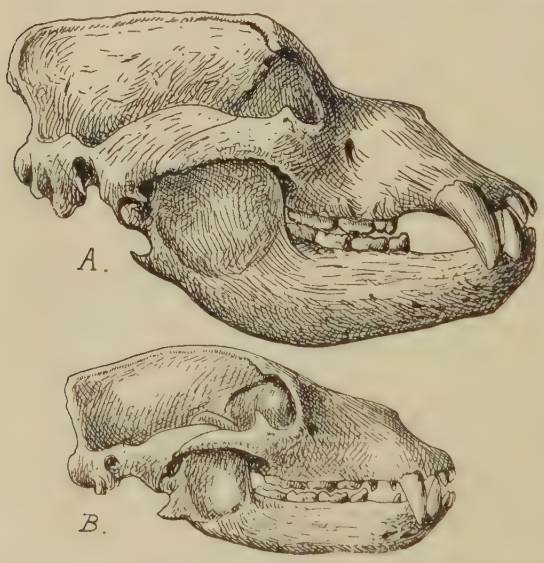


Fig. 640. A: Schädel des Höhlenbären (Ursus spelaeus), etwa 60 cm lang; B: Schädel des Braunen Bären (Ursus arctos), beide in gleichem Verhältnisse verkleinert.

Die ältesten Raubtiere besaßen fünfzehige Gliedmaßen; Hand und Fuß waren plantigrad, die Krallen scharf, Daumen und Großzehe abstehend und bis zu einem gewissen Grade opponierbar, was die Herkunft von kletternden, baumbewohnenden Vorfahren beweist. Später geht die Opponierbarkeit der Großzehe und des Daumens verloren und es bildet sich ein Schreit- und Lauffuß aus, ohne daß es jedoch bei einem Raubtier jemals zu der Spezialisationsstufe gekommen wäre, die uns bei so vielen an das Laufen und Schreiten angepaßten Huftieren entgegentritt. Meist geht in der Hand nur der Daumen verloren, so daß die

Hand vierfingerig wird, oder es entsteht durch weitere Reduktion des fünften Fingers und die Verlegung der Hauptdrucklinie in den dritten Fingerstrahl eine dreifingerige Hand. Das gleiche ist auch im Hinterfuß der Fall. Es liegen also bei den Raubtieren zwei verschiedene Gliedmaßentypen vor: ein vierzehiger Typus wie bei den vierzehigen Paarhufern (artiodaktyler oder paraxonischer Typus) oder ein dreizehiger Typus wie bei den Unpaarhufern (perissodaktyler oder mesaxonischer Typus). Die Hyaenodontiden und Oxyaeniden waren perissodaktyl, bei den Eucreodi und ihren lebenden Nachkommen ist dagegen der Fußbau artiodaktyl. Ein weiterer Unterschied besteht in der Gestalt der Krallenphalangen; bei den Eucreodi und ihren Nachkommen sind dieselben zuweilen verbreitert und niemals gespalten, bei den Oxyaeniden, Hyaenodontiden und den Acreodi spitz oder verbreitert und immer gespalten. Im Carpus sind die Elemente ursprünglich getrennt, doch verschmelzen bei den spezialisierten Formen Centrale, Intermedium und Radiale zu einem einzigen Knochen.

Fig. 641. Zwei Backenzähne (links: der große, zweite, rechts: der kleinere erste Molar) des rechten Oberkiefers eines Höhlenbären (Ursus spelaeus, Ros.), in nat. Gr.

Unter den lebenden Raubtieren treten uns zwei schon in alter Zeit scharf geschiedene Stämme gegenüber: 1. die Arctoidea und 2. die Aeluroidea. Der erste Kreis umfaßt die Hunde (Canidae), Waschbären (Procyonidae), Bären (Ursidae) und Marder (Mustelidae), der

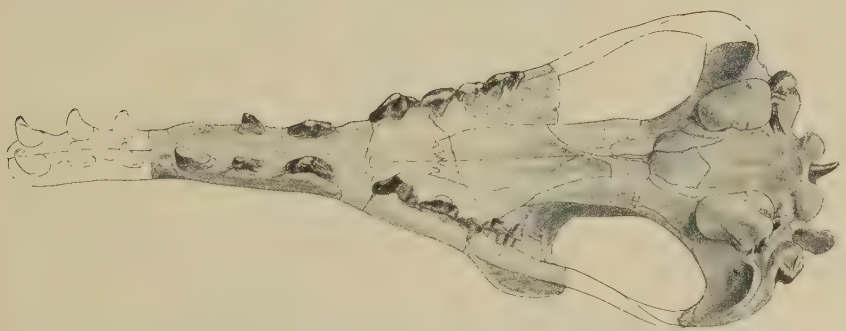


Fig. 642. Schädel des primitivsten Urwals, Protocetus atavus, aus dem Mitteleozän Unterägyptens (untere Mokattamstufe des Mokattamberges bei Kairo). Die Schädellänge beträgt 60 cm. (Das Schnauzenende ist ergänzt.) (Nach *E. Fraas*, 1904.)

zweite Kreis umfaßt die Zibetkatzen (Viverridae), Hyänen (Hyaenidae) und Katzen (Felidae). Beide Stämme hängen durch die Miacinae, die zu den Arctoidea, und die Viverravinae, die zu den Aeluroidea führen, innig mit der Stammgruppe der Miacidae zusammen, für welche Vulpavus (Fig. 638) aus dem unteren Mitteleozän Nordamerikas ein Beispiel bildet.

Unter den Katzen haben wir zwei verschiedene Stämme zu unterscheiden; der erste wird durch die Unterfamilie der Felinae, der zweite durch die (erloschene) Unterfamilie der Machairodontinae repräsentiert. Bei der ersten verkümmern im Laufe der Stammesgeschichte die oberen Eckzähne und die unteren nehmen an Größe zu, bei der zweiten

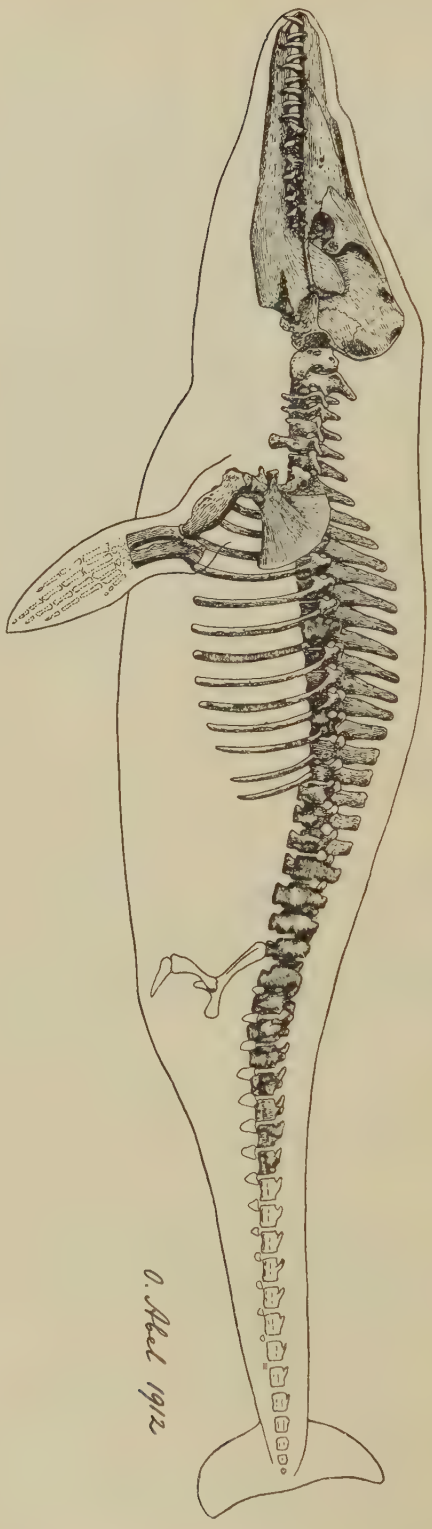


Fig. 643. Zeuglodon Osiris, aus dem Obereozän Ägyptens. Ungefähr 1/10 nat. Gr. (Nach *O. Abel*, 1913.)

verkümmern dagegen die unteren Eckzähne und die oberen nehmen an Größe zu, die bei den am höchsten spezialisierten Gattungen (z. B. Machairodus und Smilodon, die in der Eiszeit erlöschen) eine enorme Länge erreichen (Fig. 639).

In der Eiszeit Europas sind einzelne Raubtiere, wie Hyänen und Bären, vor allem der Höhlenbär (Ursus spelaeus, Fig. 640, 641), sehr häufig gewesen.

Die Robben oder Pinnipedier sind aus einer Ahnengruppe, die vielleicht in den Caniden zu suchen ist, aber auch manche Beziehungen zu den Bären aufweist, auf drei verschiedenen Wegen hervorgegangen. Die erste Gruppe bilden die Seehunde (Phociden), die seit dem Miozän bekannt sind und schon zu dieser Zeit in den wichtigsten Merkmalen die Stufe der noch heute lebenden Gattungen erreicht hatten; die zweite Gruppe sind die mit den Phociden nicht näher verwandten Ohrenrobben (Otariiden), die wir seit dem Tertiär kennen, und endlich schließen sich diesen beiden Stämmen die Walrosse (Trichechiden) an, die erst seit dem Pliozän bekannt sind. Die Vorgeschichte der Pinnipedierstämme ist noch in Dunkel gehüllt.

5. Ordnung: Cetacea (Wale).

Die ältesten Wale (Archaeoceti oder Urwale (schließen sich in den Merkmalen ihres Skelettbaues und Gebisses eng an die älteren Carnivoren an und sind zweifellos von diesen auf einem Wege abgezweigt, der uns in der Gegenwart durch den Anpassungstypus der Ottern (einer Unterfamilie der Mustelidae) dargestellt wird. Die Pinnipedier haben ganz andere

Wege bei der Anpassung an das Wasserleben eingeschlagen als die Wale, wie aus der Reduktion des Schwanzes und der Übernahme der Lokomotion durch die Hinterbeine hervorgeht, während die Wale verkümmerte Hinter-

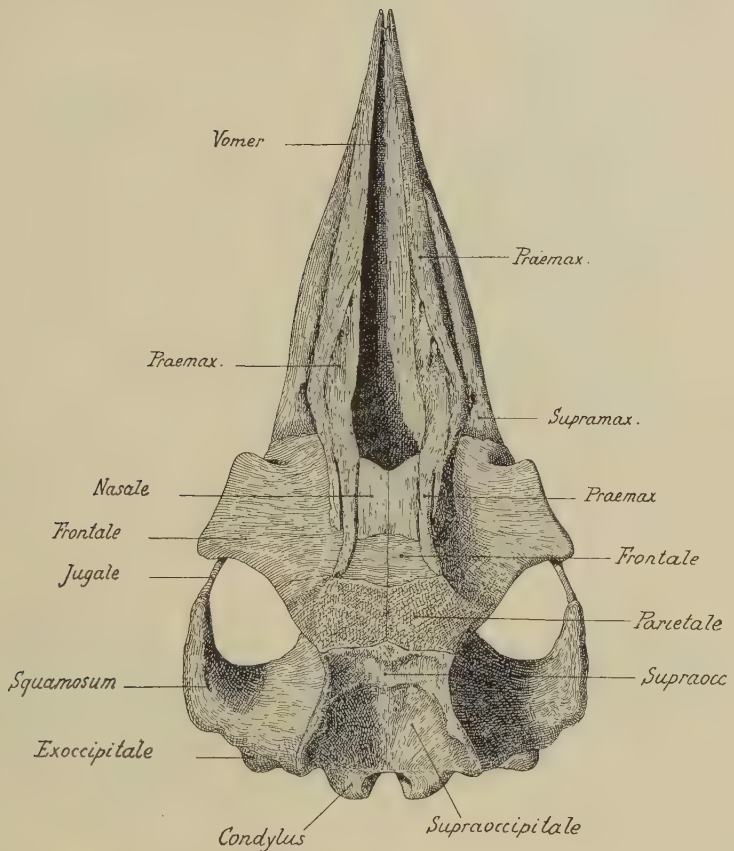


Fig. 644. Rekonstruktion des Schädels von Patriocetus Ehrlichi, einer Übergangsform von den Urwalen zu den Bartenwalen, aus dem Oberoligozän von Linz, Oberösterreich. a von oben, b von der Seite. Schädellänge 65 cm. (Nach *O. Abel.*)

beine besitzen und die Lokomotion durch die Schläge einer horizontal stehenden Schwanzflosse am Ende eines langen Schwanzes bewerkstelligen.

Die Urwale oder Archaeoceti bilden die Stammgruppe der Bartenwale (Mystacoceti) einerseits und der Haizahnwale (Squalo-

ceti) andererseits. Ob die Delphine (Delphinoceti) in den Archaeoceti wurzeln, ist noch sehr zweifelhaft. Bei den Urwalen ist das Gebiß noch normalzählig (3 I, 1 C, 4 P, 3 M), und die Zähne sind noch heterodont (Fig. 642); durch Zerfall der siebenspitzigen Backenzähne von Patriocetus in sieben Einzelspitzen geht bei den Bartenwalen ein aus (im Maximum) 53 kleinen Rudimenten bestehendes Gebiß hervor, das bei den lebenden Bartenwalen nur mehr im Embryonalzustand auftritt und noch während des Embryonallebens wieder verschwindet. Die Gattung Zeuglodon (Fig. 643) war im Eozän verbreitet. Die letzten Ausläufer der Archaeoceten, soweit sie sich nicht zu anderen Gattungen umgeformt haben, wie der

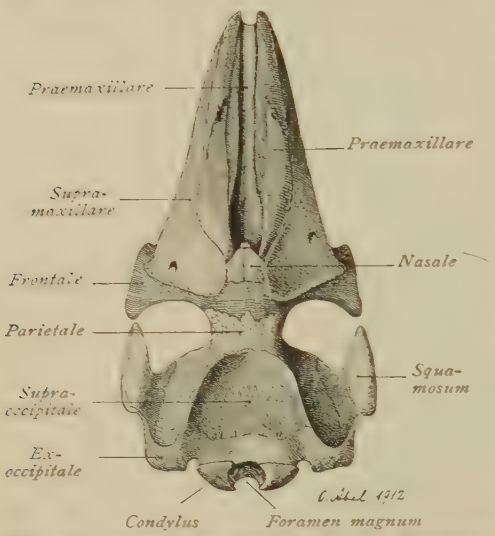


Fig. 645. Rekonstruktion des Schädels von Agorophius pygmaeus aus dem Alttertiär von Südkarolina, Nordamerika. 1/6 nat. Gr. (Nach *O. Abel*, 1913.)

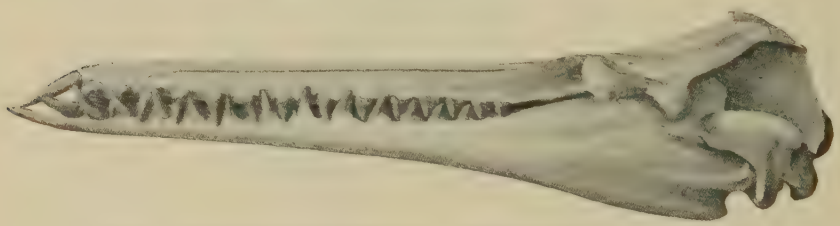


Fig. 646. Rekonstruktion des Schädels von Squalodon bariensis. Ca. 1/10 nat. Gr. Zahnformel $\frac{3}{3}$ I $\frac{1}{1}$ C $\frac{8}{8}$ P $\frac{3}{2}$ M (O. Abel, 1905). (Nach *E. v. Stromer*, 1910.)

Fig. 647 A. Metacheiromys tatusia Osb., aus dem Mitteleozän Wyomings (Bridger Beds). (Nach *H. F. Osborn*.)

oberoligozäne Patriocetus, eine Übergangsform zu den Bartenwalen (Fig. 644), oder Agorophius, eine Übergangsform zwischen Urwalen und Haizahnwalen (Fig. 645), sind aus dem Miozän bekannt. Die Haizahn-

wale sind im Miozän zunächst durch Squalodon (Fig. 646) vertreten, spalten sich in der Folge in verschiedene Stämme, die sich sehr rasch entwickeln und leben in der Gegenwart z. B. in den Pottwalen und Schnabelwalen fort. Die lebenden Flußdelphine, unter ihnen die blinde Platanista aus den großen indischen Strömen, sind gleichfalls aus den Haizahnwalen hervorgegangen. Die echten Delphine sind erst seit dem Miozän bekannt.

Fig. 647 B. Schädel von Psittacotherium multifragum, aus dem Torrejon (Paleozän) von Neu-Mexiko. $^2/_9$ nat. Gr. (Nach *J. L. Wortman.*)

6. Ordnung: Xenarthra.

Die Xenarthra leben heute nur in Südamerika und in den südlichsten Teilen Nordamerikas, wohin sie von Süden eingewandert sind. Fossile Vertreter kennen wir aus Südamerika sowie aus den südlichen und westlichen Teilen Nordamerikas. Zu den lebenden Xenarthren gehören die Ameisenbären, Gürteltiere und Faultiere. Dies sind die letzten Überreste eines in der Tertiärzeit und Plistozänzeit außerordentlich formenreichen Stammes.

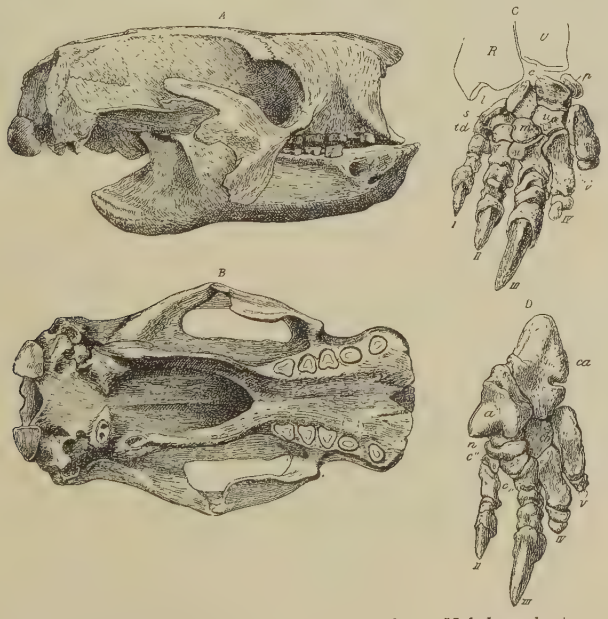


Fig. 648. A Schädel von rechts, B von unten, C Hand, D Fuß von Mylodon robustus, aus dem Plistozän (Pampasformation) Argentiniens. $^1/_9$ nat. Gr. (Nach *R. Owen.*)

Die Entstehungsgeschichte der Xenarthra ist noch dunkel. Wir kennen zwar aus dem untersten Eozän von Nordamerika verschiedene Gattungen, die unter dem Namen Taeniodonta als selbständige Ordnung zusammengefaßt und den Xenarthren eingereiht zu werden pflegen, aber die Beziehungen der Taeniodonta zu den Xenarthren sind vielfach bestritten worden. Die Merkmale des Gebisses dieser Formen,

z. B. von Psittacotherium (Fig. 647 B), bestehen vor allem in hochgradigen Differenzierungen desselben. Die Zähne sind zwar noch im Gegensatze zu jenen der Xenarthra mit einer Emailkappe bedeckt, aber der Schmelzbelag fehlt bereits an der Hinterseite der Eckzähne,

Fig. 649. Megalonyx Jeffersoni aus dem Plistozän Nordamerikas; zwei montierte Skelette im Ohio State University Museum, Columbus, Ohio. (Photographie von *C. S. Prosser;* aus *H. F. Osborn*, 1910.)

wodurch diese an Nagerzähne erinnern. Ob die Ähnlichkeiten, die mit manchen Xenarthren bestehen, nicht nur auf Konvergenzerscheinungen zurückzuführen sind, oder ob sie wirklich auf Stammesverwandtschaft beruhen, ist noch eine offene Frage.

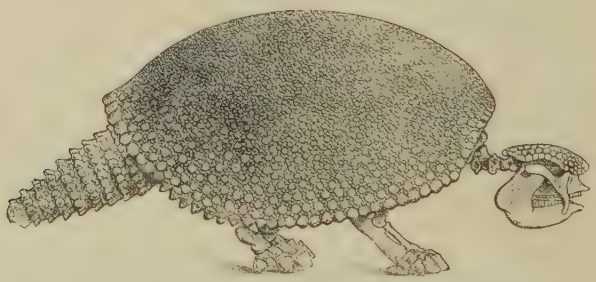


Fig. 650. Rekonstruktion von Glyptodon clavipes aus dem Plistozän (Pampasformation) von Buenos Aires; Länge etwa 2 m. (Aus dem Guide to the Foss. Mamm and Birds, Brit. Mus. Nat. Hist. London, 1909.

Auf die Geschichte der Xenarthren ist jedoch in den letzten Jahren etwas mehr Licht durch die Entdeckung echter Xenarthra im Alttertiär Nordamerikas gefallen. Seitdem im Mitteleozän Nordamerikas eine den südamerikanischen Gürteltieren sehr nahestehende Form (Metacheiromys tatusia) (Fig. 647 A) entdeckt worden war, stand zu erwarten, daß

auch in den älteren Tertiärbildungen Nordamerikas Xenarthrenreste aufgefunden werden würden, da ja seit dem Untereozän keine Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika bis zum Mittelpliozän bestand. Schon 1918 kamen im Untereozän von Wyoming an drei verschiedenen Fundorten Reste eines primitiven Xenarthren (Palaeonodon) zum Vorschein, der mit Metacheiromys nahe verwandt ist. Es ist möglich, daß Palaeonodon eine Brücke zu den basaleozänen Taeniodonta bildet (W. D. Matthew, 1918).

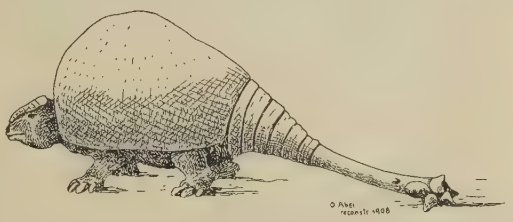


Fig. 651. Rekonstruktion von Doedicurus clavicaudatus, aus der Pampasformation von Buenos Aires. Körperlänge etwa 4 m. (Nach *O. Abel.*)

Die echten Xenarthra werden in die beiden Gruppen (Unterordnungen) der Hicanodonta und Anicanodonta geschieden. Die Anicanodonta umfassen die Familien der Riesenfaultiere (Gravigradidae), der Ameisenbären (Myrmecophagidae) und der Faultiere (Bradypodidae). Die Ameisenbären stellen die primitivsten Formen dieses Kreises dar. Von Gattungen, die ähnlich wie der lebende Ameisenbär organisiert gewesen sein müssen, entstanden die zum Teil Elefantengröße erreichenden Riesenformen wie Megatherium, Mylodon (Fig. 648) und Megalonyx (Fig. 649) aus dem Plistozän. Die beiden erstgenannten Typen sind südamerikanisch, die letztgenannte Type nordamerikanisch.

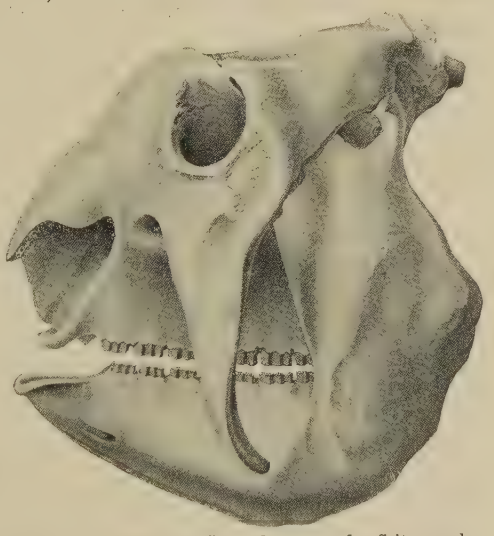


Fig. 652. Schäde von Glyptodon, von der Seite gesehen, ungefähr in $^1/_6$ nat. Gr. (Nach *H. Burmeister.*)

Die Gürteltiere, die den zweiten Stamm der Xenarthra bilden, leben heute noch in Gestalt zahlreicher Gattungen und Arten, die im Verhältnisse zu ihren tertiären und plistozänen Verwandten auf einer primitiven Entwicklungsstufe stehen geblieben sind. Während aber bei den lebenden der aus Halbringen gebildete Panzer noch seine ursprüngliche Beweglichkeit beibehalten hat, ist bei der Familie der ausgestorbenen Glyptodontidae, die im Oligozän Südamerikas beginnen und im Plistozän wieder erlöschen, der Panzer schildkrötenartig geworden, indem die Rückenringe des Panzers zu einem unbeweglichen, hochgewölbten Schild verschmolzen sind. Der Schädel war mit Panzerplatten bedeckt und der Schwanz entweder wie bei Glyptodon (Fig. 650) in eine aus beweglichen Stachelringen gebildete Röhre eingehüllt, oder, wie bei Doedicurus (Fig. 651) in eine knöcherne Röhre eingeschlossen, die am Ende mit Stacheln ähnlich wie ein mittelalterlicher Morgenstern bewehrt war. Der Bau der Backenzähne (das Vordergebiß fehlt) ist bei den Glyptodonten sehr eigenartig (Fig. 652).

7. Ordnung: Pholidota (Schuppentiere).

Die heute auf Afrika und die indomalaiische Faunenregion beschränkten Schuppentiere (Manidae) sind in dürftigen Resten aus eozänen Ablagerungen Frankreichs und aus miozänen Schichten Bayerns bekannt geworden. Sie geben über die Vorgeschichte dieses sehr eigenartig differenzierten Säugetierstammes leider keine befriedigende Auskunft. Wahrscheinlich gehören die Pholidota zu den Überresten eines Säugetierstammes, der mit seinen Wurzeln noch tief in das Mesozoikum hineinreicht.

8. Ordnung: Rodentia (Nagetiere).

Die Nagetiere stellen gleichfalls einen sehr alten Stamm der Säugetiere dar, der wahrscheinlich auf die Insectivoren zurückgeführt werden kann, wie die meisten anderen der höheren Säugetierstämme. Die Abzweigung der Nager scheint jedoch schon in sehr früher Zeit erfolgt zu sein, denn die ältesten bekannten Rodentier (aus dem Untereozän Nordamerikas) schließen sich bereits in den entscheidenden Merkmalen an die lebenden Gruppen dieser Ordnung an. Schon im Obereozän

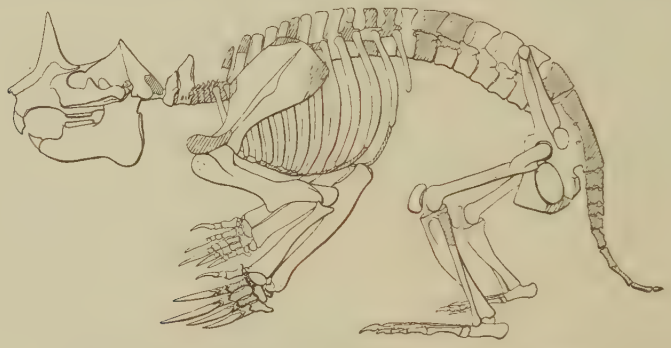


Fig. 653. Skelett von Epigaulus Hatcheri, aus dem Obermiozän von Kansas, in ¼ nat. Gr. (Nach *J. W. Gidley*, 1907.)

treten fossile Nager in Europa auf, sind im Oligozän nicht selten, erreichen aber erst in späterer Zeit die hohe Blüte, in der sie sich noch heute befinden. Daß die Nagetiere den Höhepunkt ihrer Entwicklung noch nicht überschritten haben, geht daraus hervor, daß wir keine einzige ausgestorbene Familie der Nager kennen gelernt haben, sondern daß nur einige untergeordnete Seitenlinien erloschen sind. Ein Beispiel solcher Formen ist die gehörnte, mit großen und scharfen Grabkrallen ausgestattete Gattung Epigaulus aus dem Obermiozän von Kansas (Fig. 653).

Superordnung: Ungulata (Huftiere).

Kein anderer Stamm der Säugetiere hat sich in eine so große Zahl verschieden spezialisierter Äste gespalten wie die Huftiere. Aus einer Stammgruppe, den Condylarthra, sind nicht weniger als elf verschiedene Ordnungen hervorgegangen; die Mehrzahl derselben ist erloschen, und in der Gegenwart finden sich nur mehr die Artiodactyla (Paarhufer), die Hyracoidea (Klippschliefer), Proboscidea (Rüsseltiere), Sirenia (Seekühe) und die Perissodactyla (Unpaarhufer) vertreten, von denen aber nur mehr die Paarhufer in voller Blüte stehen, während alle übrigen

noch lebenden Huftierordnungen im Niedergange begriffen sind. Die Blütezeit der Huftiere, unter welchem Namen alle aus den Condylarthren hervorgegangenen Ordnungen zusammengefaßt zu werden pflegen, ist die Tertiärzeit gewesen; schon in der Eiszeit war der Höhepunkt der Entwicklung aller Huftierstämme mit Ausnahme der Paarhufer überschritten, die sich heute in voller Blüte befinden. Sie sind der am spätesten zur Entwicklung gelangte Zweig des Huftierstammes.

In Australien haben die Huftiere, bevor sie der Mensch einführte, gefehlt. Deutlich kommt die Bedeutung der Trennung Nord- und Südamerikas in der Eozänzeit und die gänzliche Isolierung dieses Kontinents von der „alten Welt" in der einseitigen Ausbildung seiner Huftierstämme zur Geltung. Nicht weniger als drei aus den Condylarthren hervorgegangene Ordnungen (die Pyrotheria, Notoungulata und Litopterna) sind auf Südamerika beschränkt geblieben und auch nach Wiederherstellung der Landverbindung mit Nordamerika nicht mehr dorthin ausgewandert, sondern in ihrer Heimat geblieben und dort noch in der Plistozänzeit ausgestorben, als mit der Herstellung der Landbrücke die Raubtiere aus Nordamerika einwanderten, die während der Trennung Südamerikas von Nordamerika dort gefehlt haben, so daß die Entwicklung der drei südamerikanischen Ungulatenstämme ohne wesentliche Gefährdung durch fleischfressende Feinde (die kleinen Raubbeutler kommen als solche kaum in Betracht, und der große Beutler Borhyaena scheint ein Aasfresser gewesen zu sein) vor sich gehen konnte.

Die äußeren Umstände, die eine so weitgehende Differenzierung der Ungulaten begünstigt und bedingt haben, sind vor allem in der verschiedenen Bewegungsart und der verschiedenen Nahrungsweise sowie in dem verschiedenen Aufenthaltsorte (z. B. in trockenen Steppengebieten, Wäldern, Sümpfen, Ebenen oder Gebirgen) zu suchen. Ihre Ahnen sind kleine, omnivore, wahrscheinlich nicht sehr schnellfüßige Tiere gewesen; zu dieser Zeit besaßen die Ungulaten noch ein sehr primitives und vollständiges (d. h. aus 44 Zähnen, nämlich 3 I, 1 C, 4 P, 3 M) bestehendes definitives Gebiß, dessen Backenzähne bunodont und brachyodont waren (vgl. S. 422). Der Übergang zur rein herbivoren Nahrungsweise führte zu einer Reduktion des Eckzahnabschnittes oder zu der Einbeziehung des Eckzahnes in den Greifzahnabschnitt, so daß der Eckzahn in Größe und Form sich vollständig an die drei Schneidezähne anschloß, was im Unterkiefer verschiedener Ungulatenstämme ganz unabhängig voneinander erfolgte.

Die großen Veränderungen des allgemeinen Vegetationscharakters der Tertiärzeit machten sich auch in der Umformung des Gebisses der Ungulatenstämme geltend. Ursprünglich waren die Backenzähne der Huftiere niedrigkronig (brachyodont), aber bei dem Übergange zur Grasnahrung, die an der oberen Grenze des Alttertiärs erfolgte, als die Gramineen die großen Landflächen der Kontinente zu erobern begannen, trat in den verschiedenen, bereits voneinander getrennten Huftierstämmen unabhängig voneinander eine Anpassung an die geänderte Pflanzenkost ein. Die Zähne erhielten hohe Kronen, sie wurden „hypsodont", die Kronen erfuhren durch Ausbildung sekundärer Schmelzfalten, Höcker und Pfeiler eine erhebliche Verfestigung, und das Wachstum der Backenzähne fand erst im vorgerückten Alter des Tieres seinen Abschluß. Freilich waren die Wege, auf denen die Anpassung an die härtere Pflanzenkost erfolgte, die hauptsächlich aus Gramineen bestand, sehr verschieden, wie die Differenzierung der Molaren der Rhinocero-

tiden, Equiden, sowie des großen Heeres der Paarhufer zeigt. Viele Huftierstämme erhielten Schädelprotuberanzen in Gestalt von fellüberzogenen oder von einer Hornscheide überdeckten Knochenzapfen des Schädels, ja es kam, wie bei den Cerviden, zu der Ausbildung von Geweihen, die in regelmäßigen Perioden gewechselt werden und im Laufe der Stammesgeschichte sowohl wie im Verlaufe der die Stammesgeschichte widerspiegelnden ontogenetischen Entwicklung sich in eine immer anwachsende Zahl von Spitzen oder „Enden" teilten. Vor allem aber haben die Gliedmaßen der Ungulaten weitgehende, durch die verschiedene Bewegungsart bedingte Umformungen erfahren, so daß wir neben primitiven, noch am meisten an die Ahnen erinnernden Gliedmaßentypen, wie sie z. B. bei den Hyracoidea auftreten, hochgradigen Spezialisationen begegnen, wie sie die Gliedmaßen der Pferde und die an diesen Typus sehr stark erinnernden Extremitäten der Proterotheriiden Südamerikas (Fig. 685) zeigen, oder wie wir sie in den Gliedmaßen der Paarhufer aus der Gruppe der Hohlhornträger (Cavicornier) und Geweihträger (Cervicornier) vorfinden. Wieder andere Gliedmaßentypen treten uns in den Gliedmaßen der Rüsseltiere entgegen, bei denen Arme und Beine zu plumpen Säulen geworden sind, die in den Gelenken (Ellenbogengelenk und Kniegelenk) leicht überknöchelt (luxiert) erscheinen und den schweren Körper wie Säulen tragen. In der Mehrzahl der Fälle sind die ersten Strahlen in Hand und Fuß (Daumen und Großzehe) verlorengegangen; der ursprünglich plantigrade Fuß erhebt sich über den Boden, so daß das Metapodium (Metacarpus und Metatarsus) nicht mehr zur Gänze auf den Boden gesetzt, sondern schräge zu der Bodenfläche gehalten wird, woraus sich dann später die Digitigradie entwickelt (S. 429). Schließlich kommt es zur Reduktion aller Finger und Zehen mit Ausnahme einer einzigen Laufzehe in jedem Fuß und ebenso zur Bildung von nur einem funktionellen Lauffinger in der Hand, wie bei dem lebenden Pferde. Die Verkümmerung der Seitenfinger- und Seitenzehen ist jedoch sehr langsam und schrittweise erfolgt, so daß uns die fossilen Vorfahrenstufen der lebenden Gattungen in klarer Weise den Ablauf dieser Entwicklungskette vor Augen führen und die Feststellung von Stammesreihen ermöglichen.

Sind von den Raubtieren mehrere selbständige Zweige entsprungen, die sich an das Wasserleben in weitgehender Weise angepaßt haben, wie wir dies bei den Robben und Walen gesehen haben, so sind solche aquatische Reihen bei den Ungulaten nur durch die Seekühe oder Sirenen vertreten, die sich in der unteren Eozänzeit von Formenreihen aus der Verwandtschaft der Rüsseltiere abgezweigt haben und in der Gegenwart nur mehr durch den Dugong des indopazifischen Ozeans und den Lamantin des Atlantischen Gebietes repräsentiert werden, die auf einer im Vergleiche zu den Walen tiefen Stufe der Spezialisation stehengeblieben sind. Ausgesprochene Klettertiere sind unter den Huftieren nur die Klippschliefer (Hyracoidea) geworden, vielleicht auch eine kleine Gruppe oligozäner Ungulaten Nordamerikas (Agriochoerus), die auf den Zweigen der Bäume ihrer Pflanzennahrung nachgegangen zu sein scheint. Zu Grabtieren sind außer den Erdferkeln die Chalicotherien aus der Ordnung der Ancylopoda geworden, die wahrscheinlich mit ihren mächtigen Scharrkrallen Pflanzenknollen oder Zwiebeln aus dem Boden der Steppe ausgruben, die sie bewohnten; zu einer unterirdischen grabenden Lebensweise ist jedoch kein Huftier übergegangen.

9. Ordnung (Stammgruppe der Ungulaten): Protungulata.

Die ältesten Huftiere, die man in der Gruppe der Protungulata (Condylarthra) zu vereinigen pflegt, weisen in ihrem Skelettbaue noch sehr große Ähnlichkeiten mit den insektivoren Säugetieren der obersten Kreide auf. Zwischen den verschiedenen Formenreihen der Protungulata

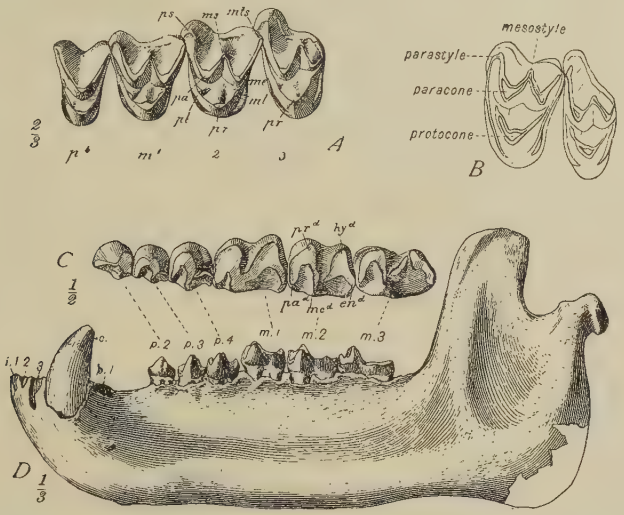


Fig. 654. Pantolambda cavirictus, Torrejonformation. A: Obere p^4 m^1 m^2 m^3. 2/3 nat. Gr. B: Schema von m^2 m^3. C: Untere Backenzähne. 1/2 nat. Gr. D: Unterkiefer. 1/3 nat. Gr. (Nach *H. F. Osborn*.)

bestehen bereits gewisse Spezialisationsunterschiede, aber sie lassen sich infolge gewisser Merkmale zu einer einheitlichen, den übrigen Huftieren gegenüberstehenden Gruppe vereinigen. Die gemeinsamen Merkmale bestehen in dem langgestreckten, raubtierähnlichen Schädel, der einen langen Scheitelkamm und ein fast gerades Profil besitzt, sowie in dem vollständigen Gebiß. Die Backzahnform (Fig. 654) erinnert an den trituberkulären Bau der oberen Molaren bei den ältesten Raubtieren, doch wird sie frühzeitig vierhöckerig (durch Hinzutreten eines Hypocons); noch später wird sie sechshöckerig (Fig. 655). Die Prämolaren sind ursprünglich sehr einfach gebaut und ebenso wie die vorderen Zähne raubtierartig gestaltet. Die Gliedmaßen sind fünffingerig und fünfzehig, ursprünglich plantigrad, später „semiplantigrad" bis „semidigitigrad", indem sich das Metapodium über den Boden erhebt. Die Knochen des Unterarmes und Unterschenkels sind raubtierartig, getrennt und weder Ulna noch Fibula reduziert. Das Aussehen dieser primitiven Ungulaten muß durchaus raubtierähnlich gewesen sein. Zu den am besten bekannten Formen gehört Phenacodus (Fig. 656) aus dem Untereozän Nordamerikas.

Fig. 655. Obere Backenzähne (obere Reihe) und untere Backenzähne (untere Reihe) von Tetraclaenodon puercensis, aus dem Torrejon. Nat. Gr. (Nach *H. F. Osborn* u. *Ch. Earle*.)

10. Ordnung: Nomarthra (Erdferkel).

Die in der Gegenwart durch das afrikanische Erdferkel (Orycteropus capensis) vertretene Gruppe ist in wenigen fossilen Vertretern auch aus dem Unterpliozän von Pikermi und Samos in Griechenland und Maragha in Persien bekannt geworden, die sich aber nur unbedeutend vom lebenden Erdferkel unterscheiden (Orycteropus Gaudryi). Die ältesten Erdferkel sind im Alttertiär Frankreichs gefunden worden (Palaeorycteropus Quercyi).

Man hat die Erdferkel früher allgemein in die „Edentaten" eingereiht und später als eigene Gruppe (Nomarthra) den Schuppentieren und den Xenarthren (siehe diese) gegenübergestellt. Erst 1918 hat W. D. Matthew den Erdferkeln ihre Stellung im Rahmen der Ungulaten angewiesen; sie scheinen von den Protungulaten, mit denen sie durch viele verwandtschaftliche Merkmale verknüpft erscheinen, frühzeitig abgezweigt zu sein und haben wahrscheinlich auf dem Boden Afrikas ihre eigenartigen, durch die grabende Lebensweise und die Termitennahrung bedingten Anpassungen erworben.

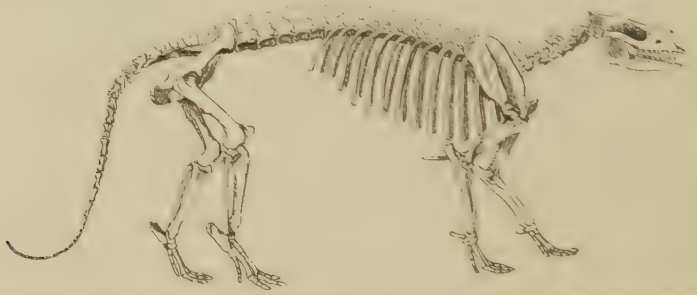


Fig. 656. Rekonstruktion des Skelettes von Phenacodus primaevus. In $^1/_{18}$ nat. Gr. (Nach *H. F. Osborn.*)

11. Ordnung: Artiodactyla (= Paraxonia). — (Paarhufer.)

Die Paarhufer sind durch eine tiefe Kluft von den übrigen Huftieren getrennt und stammen wahrscheinlich von Raubtieren mit paraxonischem Fußbau ab, wie ihn z. B. die Acreodi und die Eucreodi besitzen, während die übrigen Huftiere von mesaxonischen Raubtieren abgeleitet werden müssen, unter denen jedoch noch keine Ahnenformen der Huftiere sicher festgestellt werden konnten.

Während die primitiveren Stämme unter den Paarhufern noch die Finger und Zehen in getrenntem Zustand bewahrt haben, ist bei einer anderen Gruppe die Spezialisation des Gliedmaßenskelettes in anderen Bahnen verlaufen. Bei dieser vereinigen sich die dritten und vierten Metapodien in Hand und Fuß zu einem einheitlichen „Kanonenbein" (mit zwei getrennten Markröhren), das nun allein den vom Körpergewicht ausgeübten Druck auf die beiden Finger und Zehen verteilt, die noch in Funktion stehen. Vergleiche der Gliedmaßentypen der verschiedenen Paarhufer mit freien und mit getrennten Metapodien lehren, daß ein Typus, wie er bei den Schweinen oder Flußpferden angetroffen wird, niemals zum Typus des Gliedmaßenskelettes der Cavicornier und Cervicornier führen kann, da die Druckverteilung eine ganz verschiedene ist. Einige ausgestorbene Paarhufer waren funktionell dreizehig (Anoplotherium aus dem oberen Eozän Europas),

da außer dem vierten und dritten Zehenstrahl auch noch der zweite die Körperlast tragen half, während die Hand (Fig. 659) funktionell zweifingerig war. Die verwandte Gattung Diplobune (Oligozän Europas) besaß dagegen auch noch eine dreifingerige Hand. Diese Familie (Anoplotheriidae) ist seit dem Oligozän erloschen.

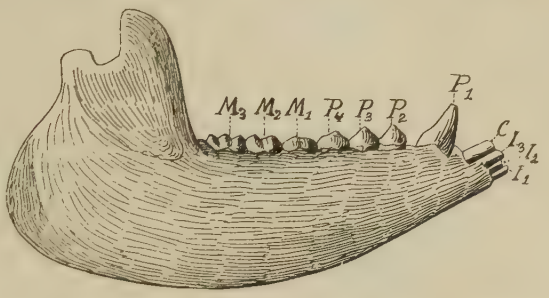


Fig. 657. Unterkiefer von Cebochoerus minor, aus den Phosphoriten des Quercy. $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *H. G. Stehlin.*)

Von den drei Unterordnungen der Paarhufer sind die Hypoconifera mit den beiden Familien der Dichobuniden und Elotheriiden (die erste vom Eozän bis zum Oligozän, die zweite vom Eozän bis zum Miozän bekannt), sowie die Gruppe der Caenotheriidae (vom Eozän bis zum Untermiozän) erloschen, so daß die Mehrzahl der Artiodactylen der Unterordnung der Euartiodactyla zufällt.

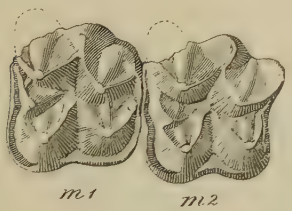


Fig. 658. Die beiden ersten oberen linken Molaren (M^1, M^2) von Anthracotherium karense aus dem Oberoligozän (Protoceras Beds) Nordamerikas. $^2/_3$ nat. Gr. (Nach *H. F. Osborn.*)

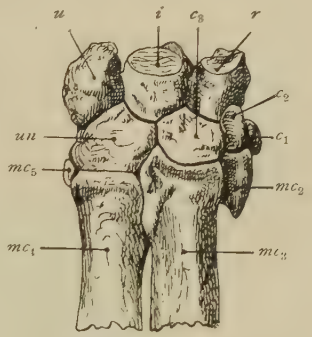


Fig. 659. Handwurzel von Anoplotherium. (Nach *W. Kowalewsky.*) u = Ulnare, i = Intermedium, r = Radiale, un = Unciforme, c_1 = Carpale I, c_2 = Carpale II, c_3 = Carpale III, mc_{2-5} = Metacarpale II—V.

Unter ihnen lassen sich wieder drei größere Gruppen unterscheiden: 1. die Neobunodontia (mit den Familien der Schweine und Flußpferde), 2. die Bunoselenodontia (mit den Familien der Anthracotheriiden und Anoplotheriiden, beide erloschen), und 3. die Selenodontia, welche das große Heer aller übrigen Paarhuferfamilien umfassen.

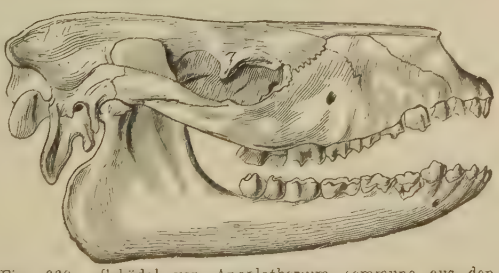


Fig. 660. Schädel von Anoplotherium commune aus den obereozänen Gipsen des Montmartre in Paris. $^1/_5$ nat. Gr. (Nach *H. M. D. de Blainville.*)

Die Schweine (Suidae) bilden einen Seitenzweig der Paarhufer, der wahrscheinlich die Ahnengruppe der Flußpferde bildet, aber sonst keine weiteren Seitenäste abgegeben hat. Sie erscheinen zum ersten Male im Eozän mit Formen, deren Gebiß lückenlos war; erst später trat eine Reduktion des oberen und unteren ersten Prämolaren ein.

Die Hand der Suiden hat seit dem Eozän nur geringe Umformungen erfahren; der Fuß ist bei einigen Gattungen dreizehig geworden. Für die jüngeren Suiden ist die Ausbildung der Eckzähne zu „Hauern" bezeichnend. Bei einigen eozänen Typen ist der untere Eckzahn in den

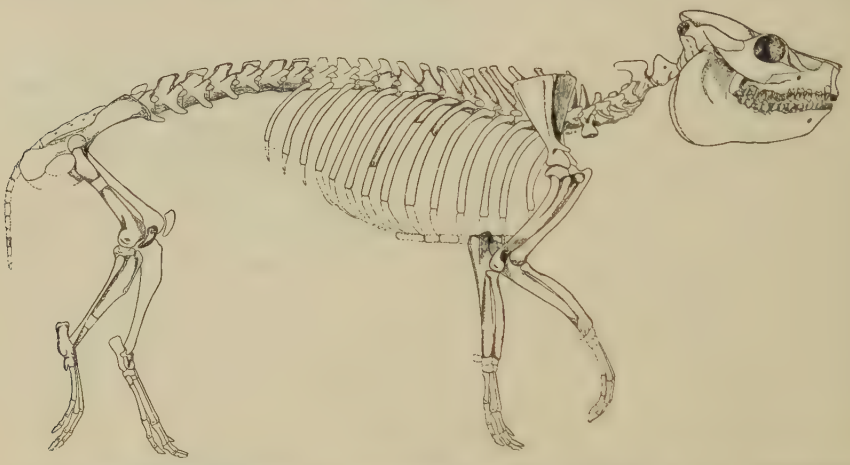


Fig. 661. Rekonstruktion des Skelettes von Leptauchenia decora, einem Oreodontiden aus dem Untermiozän beim Corral Draw in den Bad Lands von Süd-Dakota. Ungefähr 1/6 nat. Gr. (Nach *W. J. Sinclair*, 1910.)

Schneidezahnabschnitt einbezogen gewesen, so daß der Greifzahnabschnitt jederseits aus vier unteren Zähnen bestand, während der als Eckzahn funktionierende Zahn vom ersten unteren Prämolaren gebildet wurde, wie z. B. Cebochoerus minor aus dem Alttertiär Frankreichs zeigt (Fig. 657).

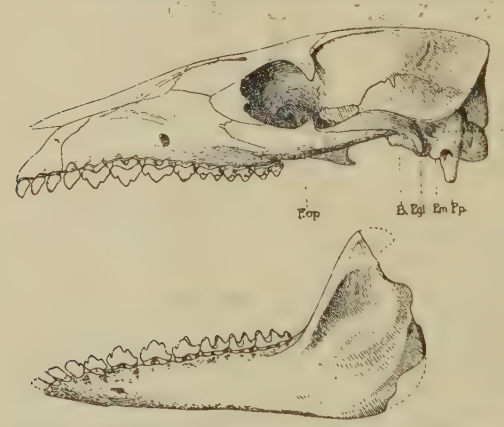


Fig. 662. Schädel und Unterkiefer von Tapirulus hyracinus. — Oberes Eozän (Ludien) von Lamandine (Quercy), Frankreich. — ½ nat. Gr. (Nach *H. G. Stehlin.*)

Die Vorgeschichte der Flußpferde (Hippopotamidae) ist noch in Dunkel gehüllt; die ältesten Flußpferde sind aus dem Unterpliozän bekannt und weisen bereits in den Grundzügen ihres Gebisses den Charakter der lebenden Vertreter des Stammes auf.

Die Anthracotheriiden, deren Hauptentwicklung in das Oligozän fällt (die ältesten Gattungen dieser Familie sind aus dem Mitteleozän Europas bekannt), werden durch die oberoligozäne Gattung Anthracotherium gekennzeichnet, ein schweineähnliches großes Sumpftier, dessen größte Arten Nashorngröße erreichten. Anthracotherium magnum ist ein „Leitfossil" für das obere Oligozän Europas. Die oberen Molaren besitzen vier Haupthöcker und einen vorderen Zwischenhöcker (Protoconulus, S. 424) und weisen daher einen ganz anderen Bau auf als die oberen Molaren der Suiden (Fig. 658).

Die Familie der Anoplotheriiden ist nur aus dem Alttertiär Europas bekannt. Das Gebiß weist keine Lücken auf (Fig. 659, 660).

Die formenreichste Gruppe der Paarhufer, die noch heute in voller Blüte steht, ist die Gruppe der Selenodontia oder „Halbmondzähner“ (vgl. S. 426). Die erloschene Familie der Oreodontiden (vom Obereozän bis zum Miozän aus Nordamerika bekannt) mag durch die Gattung Leptauchenia (Fig. 661), die Familie der Xiphodontiden (Obereozän bis Unteroligozän Europas) durch die Gattung Tapirulus (Fig. 662) gekennzeichnet werden.

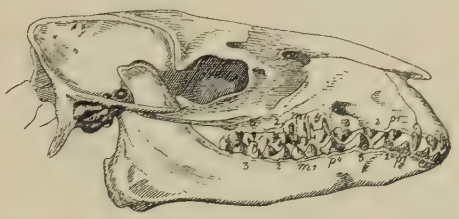


Fig. 663. Schädel von Protylopus Petersoni, aus dem Obereozän (Uinta) von Nordamerika. (Nach *W. B. Scott.*)

Zu den heute noch lebenden Paarhuferfamilien ist zunächst die Familie der Kamele (Camelidae) zu zählen. Ihre Heimat ist Nordamerika, wo sie zuerst im Eozän erscheinen; im Pliozän treten sie auch in Asien auf, und sie sind nach der Herstellung der Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika im Pliozän auch nach Südamerika ausgewandert. Die alttertiären Cameliden Nordamerikas verhalten sich sowohl im Baue der Gliedmaßen als auch des Gebisses sehr primitiv; die ältesten Gattungen (z. B. Protylopus, Fig. 663) waren von der Größe eines Feldhasen, besaßen ein geschlossenes Gebiß, eine vierfingerige

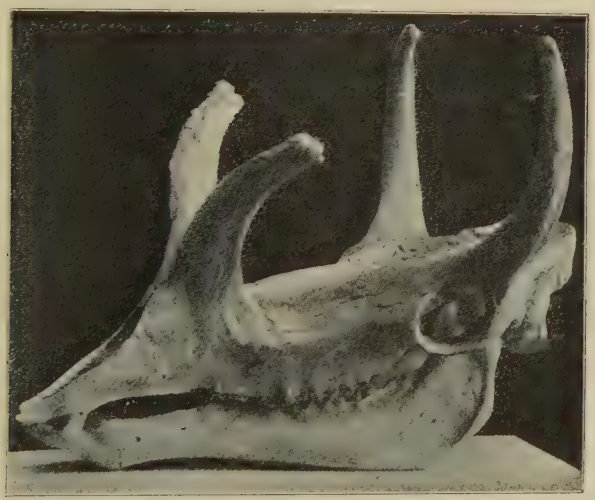


Fig. 664. Syndyoceras, ein Protoceratine aus dem Daemonhelix-Beds von Sioux-County, Nebraska. (Nach *E. H. Barbour.*)

Hand, aber schon einen zweizehigen Fuß, da der Hinterfuß in der Spezialisation dem Vorderfuß bei den Ungulaten fast immer voraneilt.

Die geweihlosen Zwerghirsche oder Traguliden schließen sich den Kamelen an. Sie leben noch heute, und zwar Tragulus auf den Sundainseln und in Ostindien, Hyaemoschus in Westafrika; die ältesten Traguliden sind aus dem Oligozän Europas bekannt. Ihnen folgen die Hypertraguliden, die auf Nordamerika beschränkt geblieben sind; die ältesten

Formen waren geweihlos, die jüngeren Gattungen trugen ein von Haut überzogenes Geweih.

Die Familie der Hirsche oder Cerviden, deren Blüte in das späte Tertiär und in das Plistozän sowie in die Gegenwart fällt, umfaßt neben den drei noch lebenden Unterfamilien der Moschushirsche, Muntjakhirsche und echten Hirsche auch die ausgestorbene Unterfamilie der nordamerikanischen Protoceratinae, die zwei Paar Schädelzapfen besaßen (Fig. 664). Eine Riesenform aus der Unterfamilie der Cervinae oder echten Hirsche war der Riesenhirsch der europäischen Eiszeit, dessen Geweih eine Stangenweite von 3,5 m erreichte. Der Riesenhirsch war noch ein Zeitgenosse des paläolithischen Menschen, verschwand aber bald nach dem Ausgange der letzten Eiszeit (Würmeiszeit).

Fig. 665. Schädel und Unterkiefer von Samotherium Boissieri aus dem Unterpliozän von Samos, stark verkleinert. (Nach *I. C. Forsyth-Major.*)

Den Hirschen schließen sich die Giraffiden oder Camelopardaliden an, die wieder in zwei getrennte Unterfamilien zerfallen, die echten Giraffen oder Giraffinae und die ausgestorbenen Sivatheriinae. Wahrscheinlich sind die Giraffen aus Cervinen des europäischen Miozäns entstanden, während die Sivatheriinen von den nordamerikanischen Protoceratinen abstammen dürften. Echte Giraffen sind aus dem unteren Pliozän Eurasiens bekannt (Fig. 665), während die durch die gewaltige Gattung Sivatherium (Fig. 666) vertretene, zweite Unterfamilie aus China, Ostindien und Osteuropa bekannt geworden ist.

Fig. 666. Rekonstruktion des Schädels von Sivatherium giganteum aus dem Pliozän der Siwalikberge, Ostindien, stark verkleinert. (Nach *O. Abel.*)

Die formenreichste Gruppe der Paarhufer sind die Hohlhornträger oder Cavicornier, deren Blütezeit in das Plistozän und die Gegenwart fällt. Die Cavicornier sind der einzige Stamm der Huftiere, der sich heute in voller Entfaltung befindet, während alle anderen lebenden Familien und Unterordnungen der Ungulaten die Blütezeit bereits hinter sich haben und dem Aussterben entgegengehen.

12. Ordnung: Amblypoda.

Die ausgestorbenen Amblypoden haben ihre Entwicklung fast ausschließlich auf dem Boden Nordamerikas durchgemacht; nur die Vertreter der Coryphodontiden erschienen für kurze Zeit auch auf dem Boden

Europas, während die Dinoceratiden Nordamerika niemals verlassen zu haben scheinen. Die Amblypoden erreichten, von primitiven Condylarthren ausgehend, sehr rasch eine hohe Spezialisation. Die Dinoceratiden übertrafen schon im Mitteleozän die lebenden Nashörner an Körpergröße und erlangten fast Elefantengröße. Beide Familien weisen einen analogen Bau der Gliedmaßen auf, die den Körper wie auf Säulen trugen, wie aus der Ähnlichkeit des Gliedmaßenbaues mit den Elefanten hervorgeht. Hand und Fuß waren bei den vorgeschritteneren Gattungen digitigrad, bei einer Gruppe der Coryphodontiden kam es jedoch nach Erreichung des semidigitigraden Stadiums zu einer Rückkehr zur Plantigradie, wahrscheinlich infolge des Lebens in Sümpfen. Bei den speziali-

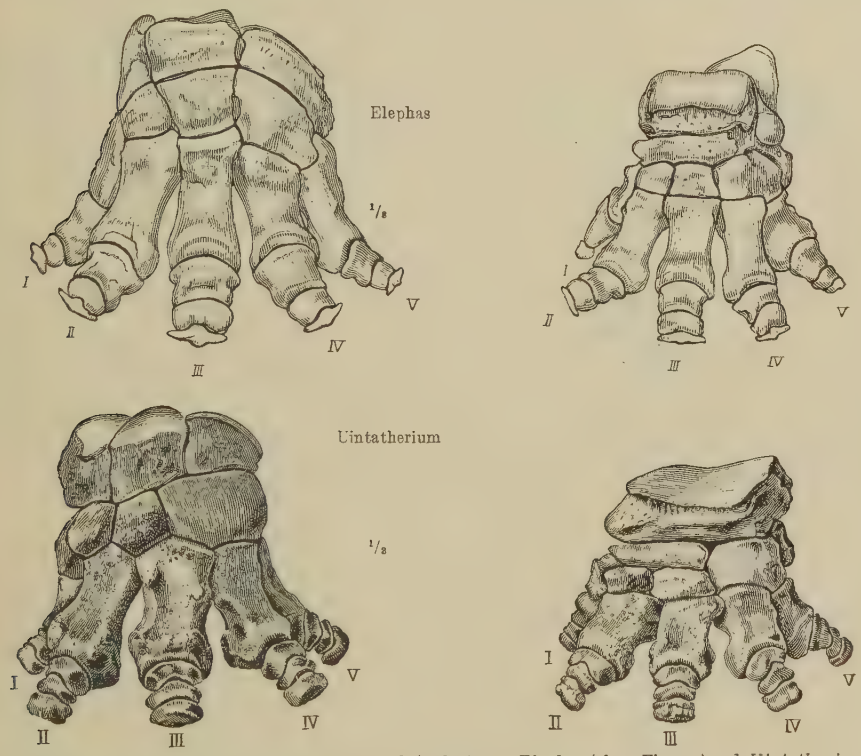


Fig. 667. Skelett von Hand (links) und Hinterfuß (rechts) von *Elephas* (obere Figuren) und *Uintatherium* (untere Figuren) um die bedeutendere Größe der Hand gegenüber dem Hinterfuß zu zeigen. I—V = erster bis fünfter Finger bzw. Zehenstrahl. (Nach *O. Ch. Marsh.*) Uintatherium war im Mitteleozän Nordamerikas häufig.

sierten Gattungen aus dem Stamme der Dinoceratiden war die Hand stärker und größer wie der Hinterfuß, ebenso wie bei den Elefanten, bei denen die Arme die Hauptlast des Körpers zu tragen haben (Fig. 667). Der ganzen Unterordnung eigentümlich ist die tiefe Spezialisationsstufe des Gehirns, das im Verhältnisse zur Schädelgröße auffallend klein bleibt (Fig. 668). Der Schädel war bei den im Obereozän erloschenen Dinoceratiden mit starken Knochenzapfen bewehrt (Fig. 669).

13. Ordnung: Hyracoidea (Klippschliefer).

Die Klippschliefer sind, soweit uns die fossilen Funde darüber Auskunft geben, eine fast ausschließlich afrikanische Gruppe, die nur

im unteren Pliozän eine Gattung (Pliohyrax) nach dem Südosten Europas entsandt hat, sonst aber auf ihre alte Heimat beschränkt blieb. Aus dem Alttertiär Ägyptens ist eine große Zahl sehr verschiedenartig differenzierter Gattungen bekannt geworden. Der Fußbau der lebenden Gattungen wie auch der Zahnbau ist in vielen Merkmalen noch sehr primitiv.

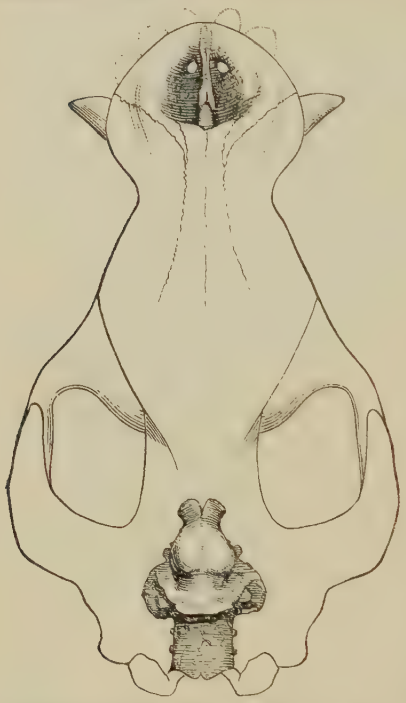


Fig. 668. Schädel von Coryphodon hamatus mit eingezeichneter Ausfüllung des Hirnhöhlenraumes, um das Größenverhältnis zwischen Gehirn und Schädel zu zeigen, in $^1/_8$ nat. Gr. — Untereozän von Wyoming. (Nach *O. C. Marsh*, 1876.)

14. Ordnung: Embrithopoda.

Zu dieser Ordnung zählt man bis jetzt nur eine einzige Gattung aus dem Oligozän Ägyptens, Arsinoitherium (Fig. 670), deren einseitige Spezialisation keinen Anschluß an die anderen Ordnungen der Huftiere gestattet. In manchen Merkmalen scheinen Beziehungen zu den Hyracoidea zu bestehen. Das auffallendste Kennzeichen ist die Bewaffnung des Schädels mit zwei gewaltigen, von den Nasenbeinen aus entspringenden Knochenzapfen. Der Gliedmaßenbau erinnert an den der Rüsseltiere, doch darf diese Ähnlichkeit nur als eine Konvergenzerscheinung gedeutet werden.

15. Ordnung: Proboscidea (Rüsseltiere).

Die Vorgeschichte der Proboscidier oder Rüsseltiere läßt sich einstweilen nur bis in das obere Eozän zurück verfolgen, aus dem zwei Gattungen, Moeritherium (Fig. 671) und Barytherium (beide aus Ägypten) bekannt geworden sind. In den alttertiären Ablagerungen Europas und Nordamerikas, die bereits eine sehr große Zahl fossiler Säugetierreste geliefert haben, ist bisher noch keine Spur von Formen entdeckt worden, die in irgendeine verwandtschaftliche, engere Beziehung zu den Proboscidiern gebracht werden könnten. So ist es wahrscheinlich, daß das Entwicklungszentrum der Rüsseltiere nicht auf der nördlichen Halbkugel zu suchen ist, sondern vielleicht in Afrika, und daß wir in den Hyracoidea und den wahrschein-

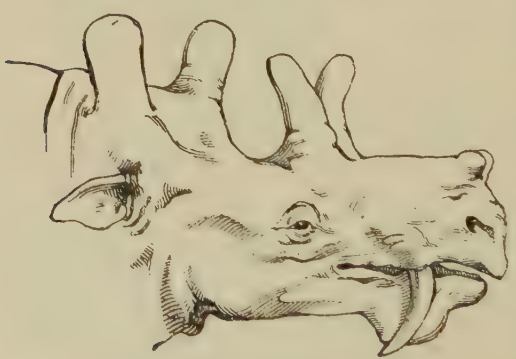


Fig. 669. Schädel von Eobasileus, rekonstruiert von Ch. Knight. Obereozän von Wyoming. — Stark verkleinert. (Aus *H. F. Osborn*, The Age of Mammals, 1910.)

lich mit ihnen verwandten Embrithopoda sowie in den ziemlich nahe mit den Proboscidiern verwandten Sirenen oder Seekühen jene Gruppen der Huftiere zu erblicken haben, die mit der Ahnengruppe der Proboscidier in engeren Beziehungen stehen.

Unter den zahlreichen Spezialisationen, welche die Proboscidier im Laufe der Stammesgeschichte erfahren haben, ist die Umformung des Gebisses die durchgreifendste und eigenartigste. Bei der ältesten Proboscidiergattung Moeritherium (Obereozän bis Unteroligozän Ägyptens, Oberoligozän Ostindiens?) ist das Gebiß noch fast vollständig

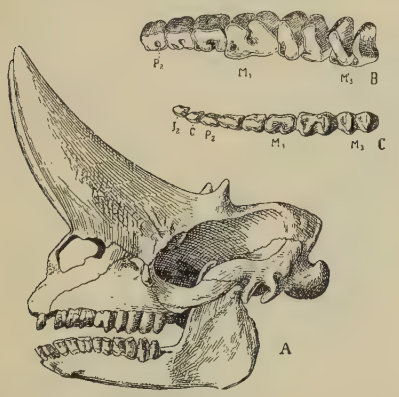


Fig. 670. A Schädel, B obere, C untere Backenzähne von Arsinoitherium Zitteli, aus dem Unteroligozän des Fayûm, Ägypten. A in $^1/_{12}$, B und C in $^1/_9$ nat. Gr. (Nach *C. W. Andrews.*)

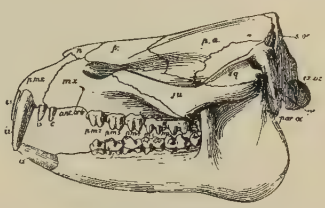


Fig. 671. Schädel von Moeritherium Lyonsi, rekonstruiert. — Obereozän des Fayûm, Ägypten. $^1/_{10}$ nat. Gr. (Nach *C. W. Andrews.*)

(der erste obere Prämolar ist rudimentär), und nur der Unterkiefer weist durch die Reduktion des unteren dritten Schneidezahnes, des Eckzahnes und des ersten Prämolaren eine weitergehende Reduktion des Gebisses auf. Erst bei den jüngeren Gattungen, wie bei Palaeomastodon (Unteroligozän Ägyptens, Fig. 672), ist die Reduktion des Gebisses weiter vorgeschritten (Zahnformel $\frac{1 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3}$) und die Reduktion schreitet bei den höher spezialisierten, jüngeren Gattungen immer weiter fort, so daß schließlich beim lebenden Elefanten von den Schneidezähnen nur mehr das zweite obere Paar und von den Backenzähnen nur mehr die Milchbackenzähne und die bleibenden Molaren ausgebildet werden, während das Ersatzgebiß vollständig unterdrückt erscheint. Bei den älteren Formen stehen die Backenzähne noch in einer Reihe hintereinander wie bei den übrigen Säugetieren, aber in dem Maße, in dem sich die Zähne vergrößern, bleibt kein Platz für alle Backenzähne nebeneinander, so daß sie nacheinander in die Kaufläche einrücken. Der sich am Vorderende allmählich abnützende Backenzahn wird durch seinen hinten andrängenden Nachfolger aus der Kaufläche nach vorne herausgedrängt, so daß entweder ein Backenzahn allein in Funktion steht, oder Teile von zwei Zähnen, wenn der vordere bereits stärker abgenützt erscheint (Fig. 673). Der Eintritt des letzten Molaren (M_3)

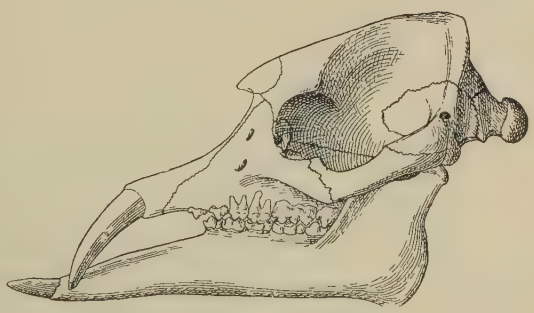


Fig. 672. Schädel von Palaeomastodon Beadnelli. Unteroligozän des Fayûm (Ägypten). $^1/_{12}$ nat. Gr. (Nach *C. W. Andrews.*)

in die Kaufläche erfolgt beim lebenden Elefanten erst in höherem Alter. Die Spezialisation der Backenzahnform der Proboscidier verlief in zwei verschiedenen Bahnen. Ursprünglich oligobunodont (S. 425) wurden sie frühzeitig polybunodont und erhielten mehr und mehr den Charakter von Schweinemolaren, sind also nach dem „suiden Typus" gebaut (Fig. 624 B); dieser Typus ist bei den fossilen Mastodonten oder „Zitzen-

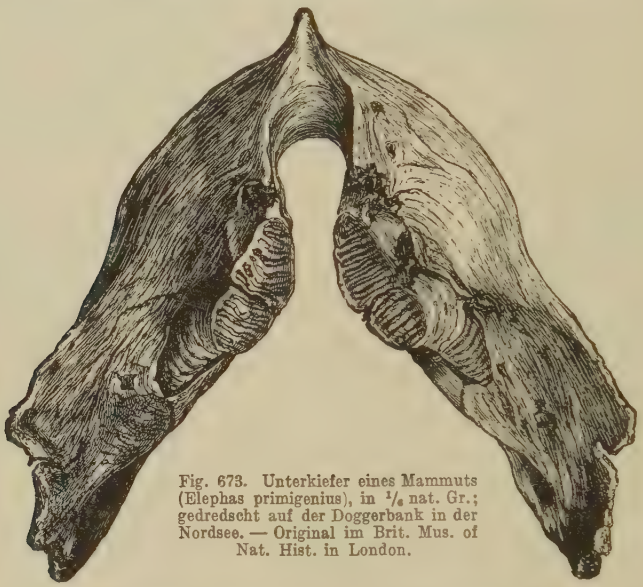


Fig. 673. Unterkiefer eines Mammuts (Elephas primigenius), in $^1/_6$ nat. Gr.; gedredscht auf der Doggerbank in der Nordsee. — Original im Brit. Mus. of Nat. Hist. in London.

zähnern" am schärfsten ausgeprägt. Der andere Molarentypus geht gleichfalls auf den bunodonten Ausgangstypus zurück, doch ordnen sich sowohl die Haupthöcker als auch die Nebenhöcker zu Querjochen an, so daß die Molaren an die Gestalt der Backenzähne der Tapire erinnern, weshalb wir diesen Typus als den „tapiroiden" bezeichnen (Fig. 627 E), z. B. bei Mastodon und bei den Dinotheriiden. Aus ihm ist

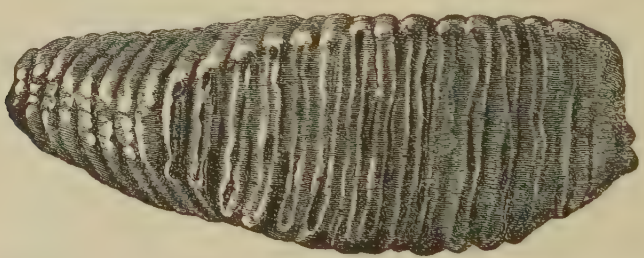


Fig. 674. Kaufläche des letzten oberen Molaren eines Mammut (Elephas primigenius), der auf der Doggerbank in der Nordsee gedredscht wurde. ¼ nat. Gr. Original im British Museum of Natural History in London. (Aus „A Guide to the Fossil Mammals and Birds etc.", London 1909.)

der Typus abzuleiten, den wir bei den Backenzähnen der echten Elefanten antreffen, bei denen die Zahl der Querjoche einen enormen Betrag erreicht hat, da beim letzten Molaren des Mammuts die Zahl der Joche auf 27 steigen kann (Fig. 674). Im Vordergebiß der Proboscidier finden wir bei den primitiveren Typen oben und unten je ein besonders vergrößertes Schneidezahnpaar; bei den Mastodonten und Elefanten geht das untere jedoch im weiteren Verlaufe der Spezialisation verloren, und

nur das obere bleibt erhalten, das in einzelnen Fällen wie bei Bunolophodon arvernensis (Oberpliozän Europas) und den Elefanten zu beträchtlicher Länge anwachsen kann. Ihm geht noch bei den lebenden Arten ein Paar Milchzähne voraus. Das untere Schneidezahnpaar erreichte im Stamme der Elephantiden niemals die Länge und Stärke des oberen Schneidezahnpaares; es steht ursprünglich, wie dies noch bei dem miozänen Bunolophoden angustidens (Miozän Europas und Nord-

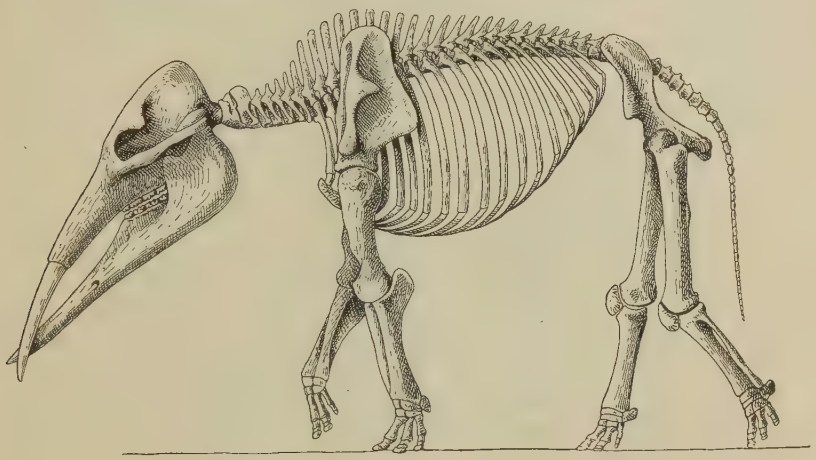


Fig. 675 A. Skelettrekonstruktion von Bunolophodon angustidens aus dem Miozän Europas, in Schreitstellung. (Originalzeichnung.)

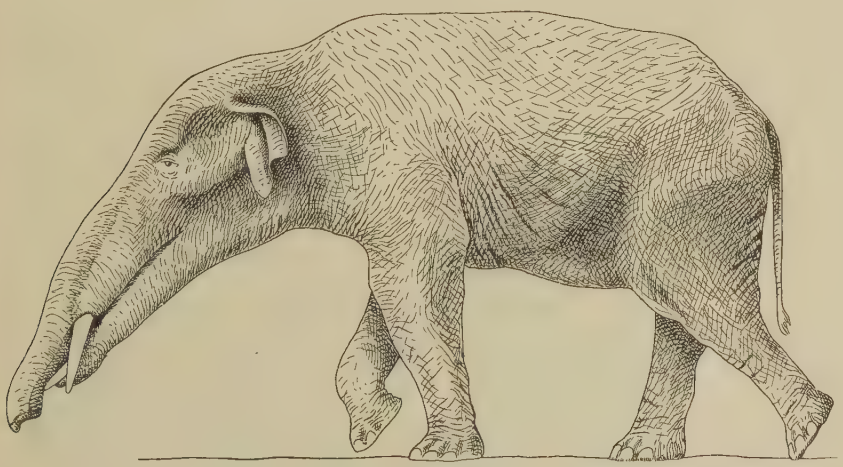


Fig. 675 B. Rekonstruktion von Bunolophodon angustidens aus dem Miozän Europas, in Schreitstellung. (Originalzeichnung.)

amerikas) der Fall war, am Vorderende der stark verlängerten Symphyse des Unterkiefers (Fig. 675), die aber schon bei der aus dieser Art hervorgegangenen unterpliozänen Art, Bunolophodon longirostris, rudimentär wird. Diese Reduktion der Symphyse des Unterkiefers und die Reduktion des unteren Schneidezahnpaares schreitet bei den Nachkommen immer weiter fort, so daß sich schließlich der Unterkiefer der lebenden Elefanten sehr wesentlich von dem der Ahnenformen unterscheidet.

Einen ganz verschiedenen Weg hat dagegen die Spezialisation des Gebisses bei den Dinotheriiden eingeschlagen. Hier sind die oberen Schneidezähne verloren gegangen und die unteren allein sind stark vergrößert,

Fig. 676. Rekonstruktion von Dinotherium giganteum Kaup, aus dem Unterpliozän Europas. (Originalzeichnung.)

wobei der Unterkiefer stark nach unten abgebogen erscheint, so daß die als Hauer ausgebildeten Schneidezähne nach unten gewendet sind (Fig. 676).

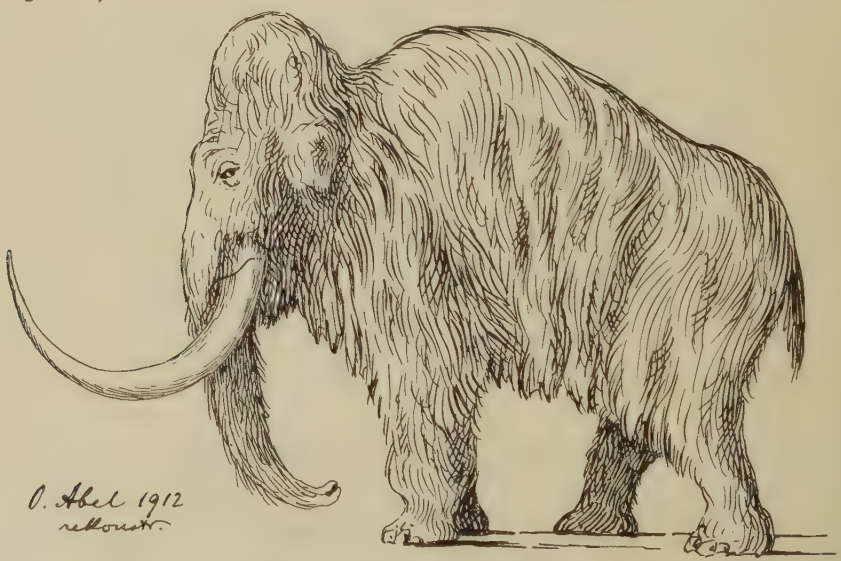


Fig. 677. Rekonstruktion des eiszeitlichen Mammuts (Elephas primigenius) auf Grundlage der sibirischen Funde und der Zeichnungen des paläolithischen Menschen an den Wänden französischer Höhlen, auf Zahnstücken usw. Die Stoßzahnkrümmung ist hier so dargestellt, wie sie an den meisten mitteleuropäischen Funden zu beobachten ist.

Die Proboscidier werden jetzt in folgende Familien eingeteilt: 1. Moeritheriidae (mit der Gattung Moeritherium, Obereozän und Oligozän), gekennzeichnet durch das primitive Gebiß und die weit vorne liegenden Augenhöhlen usw.; 2. Barytheriidae (mit der Gattung Barytherium, Obereozän Ägyptens; unvollständig bekannt); 3. Dinotheriidae (mit der Gattung Dinotherium, vom Untermiozän bis zum Unterpliozän, bekannt aus Afrika, Europa und Asien); 4. Palaeomastodontidae (mit der Gattung Palaeomastodon, Oligozän Ägyptens); 5. Elephantidae (vom Untermiozän an. Bunolophodon, Mastodon, Elephas). Die Gattung Elephas erscheint zuerst im mittleren Pliozän. Das eiszeitliche Mammut (Elephas primigenius) gehört zu den häufigsten fossilen Wirbeltieren. Es war noch der Zeitgenosse des paläolithischen Menschen. Im Gegensatze zu den lebenden Elefanten mit reduziertem Haarkleid war das Mammut mit einem dicken, aus langen, braunen Zotten bestehenden Fellkleid bedeckt (Fig. 677).

16. Ordnung: Sirenia (Seekühe).

Die Sirenen schließen sich den Proboscidiern am nächsten an. Schon im mittleren Eozän Ägyptens finden wir die ersten Gattungen,

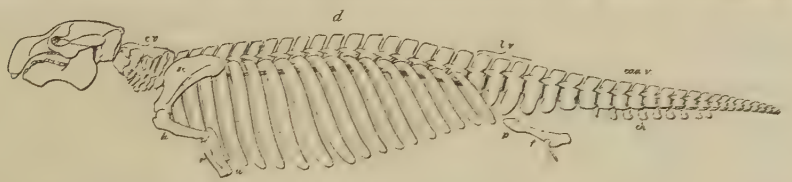


Fig. 678. Skelett von Halitherium Schinzi. Mitteloligozän von Mainz. $^1/_{28}$ nat. Gr. *cv* = Halswirbel, *d* = Brustwirbel, *lv* = Lendenwirbel, *cauv* = Schwanzwirbel, *sc* = Scapula, *h* = Humerus, *r* = Radius, *u* = Ulna, *p* = Becken, *f* = Femur, *ch* = Haemapophysen. (Aus dem Guide to the Foss. Mamm. and Birds, Brit. Mus. Nat. Hist. London, 1909.)

die sich zwar in vielen Merkmalen primitiver als die lebenden (Dugong und Manatus) verhalten, aber doch in den wesentlichen Spezialisationen bereits den Charakter der späteren Gattungen tragen. Die Hinterbeine sind bei den Sirenen funktionslos geworden, da die Lokomotion der schwerfälligen Tiere nur durch die horizontale Schwanzflosse bewerkstelligt wird; die Vorderbeine sind zu Flossen umgestaltet. Ursprünglich besaßen die Sirenen, wie die mitteleozänen Gattungen (Eotherium, Protosiren) beweisen, ein vollständiges Gebiß, das erst später der Reduktion verfiel, wobei vor allem das Ersatzgebiß unterdrückt wurde, aber auch andere Abschnitte des Gebisses reduziert wurden. Im Unterkiefer verschwinden die fünf vordersten Zähne schon bei der obereozänen Gattung Eosiren, waren aber bei dem mitteleozänen Eotherium noch in Funktion. Bei den Halicoriden ist der obere erste Schneidezahn als Stoßzahn entwickelt, während bei Manatus (dem lebenden Lamantin) die Zwischenkiefer zahnlos sind. Die im XVIII. Jahrhundert ausgerottete Stellersche Seekuh (Rhytina Stelleri) von der Behringsinsel war gänzlich zahnlos. Im Skelette der Sirenen sind, namentlich bei den tertiären Halicoriden, die Knochen durch „Pachyostose" verdickt und weisen eine sehr dichte, der Haversischen Kanäle entbehrende Struktur auf. Die Sirenen sind eine sehr konservative Gruppe, deren Lebensgewohnheiten sich seit den ältesten Zeiten ihrer Geschichte kaum verändert haben, weshalb wir die im Laufe der Stammesgeschichte erfolgten Spezialisationen schrittweise von Gattung zu Gattung verfolgen können.

so daß wir imstande sind, bei ihnen eine „Ahnenreihe" festzustellen, die von der Gattung Eotherium (Mitteleozän) über die jeweils jüngeren Gattungen Eosiren, Prototherium, Halitherium (Oligozän, Fig. 678), Metaxytherium (Miozän bis Pliozän, Fig. 679) bis zu Felsinotherium

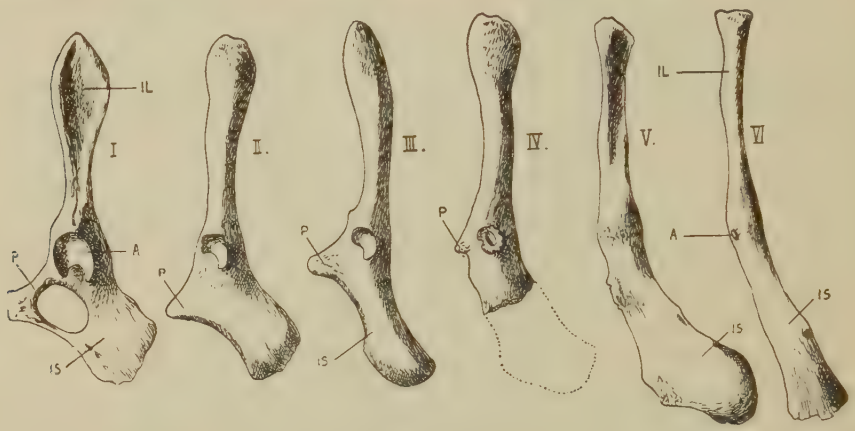


Fig. 679. Die stufenweise Reduktion der Hüftbeine der Sirenen. I Eotherium, Mitteleozän; II Eosiren, Obereozän; III Halitherium, Oligozän; IV Metaxytherium, Miozän; V Halicore dugong, Holozän; VI Halicore tabernaculi, Holozän. *IL* = Ilium, *P* = Pubis, *Is* = Ischium, *A* = Acetabulum. (Nach *O. Abel*, 1906.)

führt, mit dem diese Reihe, deren Geschichte sich im Bereiche des tertiären Mittelmeeres abgespielt hat, erlischt; im Laufe der Stammesgeschichte wird das Becken, das bei Eotherium noch funktionell war, schrittweise rudimentär, und das Femur ist bei den lebenden Arten nur in sehr verkümmertem Zustande vorhanden. Aus dem Eozän Jamaikas ist der Schädel einer primitiven Gattung (Prorastomus) bekannt. Ein erloschener Seitenzweig sind die Rhytiodinae mit der Gattung Rhytiodus aus dem Miozän Frankreichs, ein anderer die Protosireninae (Protosiren, Mitteleozän; Archaeosiren, Obereozän; Miosiren, Miozän). Die Stellersche Seekuh (Rhytina) schließt sich an den Dugong an (Unterfamilie Halicorinae), während die Sirenen der Mittelmeerregion vorwiegend dem erloschenen Seitenzweige der Halitheriinae angehören.

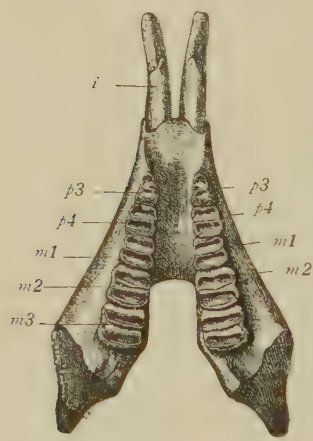


Fig. 680. Unterkiefer von Pyrotherium Sorondoi, aus den Pyrotheriumschichten (oberes Oberoligozän — Untermiozän) Patagoniens, in $^1/_{12}$ nat. Gr. (Nach *F. Ameghino.*)

17. Ordnung: Pyrotheria.

Unter den drei erloschenen Huftierstämmen Südamerikas (Pyrotheria, Notoungulata und Litopterna) nimmt die Gruppe der durch die Gattung Pyrotherium vertretenen Formen eine eigenartige Stellung ein. Verschiedene Ähnlichkeiten mit den Proboscidiern haben zur Anschauung von einer Verwandtschaft der beiden Stämme geführt, beschränken sich jedoch wahrscheinlich auf konvergente Anpassungen und sind nicht durch Blutsverwandtschaft zu erklären. Pyrotherium (Fig. 680) besaß die Größe eines Elefanten. Die ersten Gattungen erscheinen im Eozän, die letzten im Miozän Patagoniens.

18. Ordnung: Notoungulata.

Aus Nordamerika sind im frühen Eozän verschiedene primitive Säugetiere, darunter auch Condylarthren, nach Südamerika eingewandert, die sich auf dem Boden dieses Erdteils nach seiner gänzlichen Abtrennung von den anderen Weltteilen bis zur Pliozänzeit selbständig entwickelt haben. Neben den Pyrotherien und den Litopterna haben sich besonders die Notoungulata zu einer sehr formenreichen Gruppe entwickelt; sie erreichten ihre Blüte in der Zeit vor der Wiederherstellung der Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika im Pliozän, lebten zwar noch in der Eiszeit weiter, erloschen aber am Ende derselben gänzlich. Das Gebiß der Notoungulaten, unter denen wir vier verschiedene Stämme zu unterscheiden vermögen, ist eigenartig spezialisiert. Meist ist es vollständig, die Schneidezähne sind häufig zu Stoßzähnen vergrößert (der erste Schneidezahn), die folgenden Zähne gehen in der Regel ohne scharfe Formenunterschiede ineinander über. Bei den älteren Gattungen sind die Zähne brachyodont, bei den jüngeren hypsodont (S. 423). Im allgemeinen Habitus erinnern die Notoungulaten in vielen Beziehungen an die Klippschliefer, in manchen auch an Nagetiere. Mit den Klippschliefern sind die Notoungulaten jedoch nicht näher verwandt, da die Hyracoidea ursprünglich vierhöckerige Molaren besaßen, während die Notoungulaten auf Condylarthren mit trituberkulären Molaren zurückgehen. Die Gliedmaßen sind in verschiedener Richtung, aber nie sehr hoch spezialisiert; ihr Bau weist auf die Abstammung von Condylarthren mit raubtierartigem Gliedmaßenbau hin. Es muß daher die Gruppe der Notoungulaten von sehr primitiven Ahnenformen abgeleitet werden. Die Systematik der Unterabteilungen ist noch nicht vollständig aufgeklärt. Unter den vier Stämmen, die wir zu unterscheiden vermögen (Typotheria, Toxodontia, Entelonychia und Astrapotherioidea), sind die Typotheria als die primitivste Unterordnung anzusehen. Das auffallendste Merkmal des Schädels der Typotherien besteht in der blasenartigen Auftreibung der Gehörregion, die das Squamosum und Mastoideum betrifft, wodurch eine hohle oder mit Luftzellen erfüllte Kapsel entsteht, die mit der knöchernen Gehörblase (Bulla) in Verbindung steht und den nach oben gerichteten Gehörgang umschließt (Fig. 681). Wahrscheinlich haben diese Tiere, die vom Untereozän bis zur Eiszeit in Patagonien lebten, große, aufrechtstehende Ohren besessen. Zu den Eigentümlichkeiten der Typotherien gehört ferner der Bau der Molaren. Die Achsen der oberen Backenzähne sind bei den jüngeren Gattungen mit hypsodonten Zähnen nach innen, die der unteren Backenzähne aber nach außen gebogen; die Molaren bestehen aus zwei gleichgroßen Hälften, während die hintere Kronenhälfte der Prämolaren kleiner ist. Bei den jüngeren Gattungen treten Reduktionen im Vordergebiß ein.

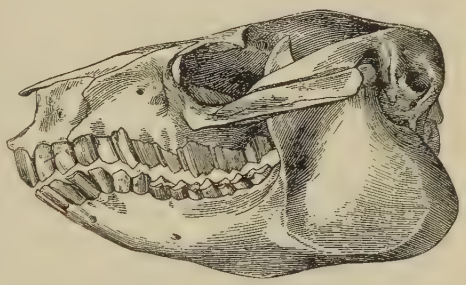


Fig. 681. Protypotherium australe, Miozän (Santa-Cruz-Schichten) Patagoniens. $^3/_5$ nat. Gr. (Nach *W. J. Sinclair.*)

Die Toxodontier, unter denen Toxodon (Plistozän) die größten lebenden Nashörner an Körpergröße übertraf (Schädellänge 70 cm),

sind durch eine eigentümliche Spezialisation des Vordergebisses gekennzeichnet. Der untere dritte Schneidezahn ist stark vergrößert und arbeitet mit dem oberen zweiten Schneidezahn in sehr merkwürdiger Weise zusammen. Bei den jüngeren Gattungen geht der Schmelzbelag der Innen- und Hinterseite oder der Vorder- und Hinterseite verloren; zuweilen bildet sich Hand in Hand mit dieser Reduktion ein Zementbelag aus, der die Krone ganz oder teilweise umkleidet. Ein Beispiel eines Toxodontiers ist die Gattung Nesodon aus dem Miozän Patagoniens (Fig. 682).

Fig. 682. Schädel von Nesodon imbricatus aus dem Miozän Patagoniens. 1/9 nat. Gr. (Nach *K. A. v. Zittel.*)

Auch die Gattungen der Entelonychia waren zum Teil große Tiere. Zu ihren Eigentümlichkeiten gehören die zurückziehbaren Endphalangen (z. B. bei Homalodontotherium, Miozän Patagoniens, Fig. 683). Das Hinterhaupt war zuweilen wie bei den Typotherien blasig aufgetrieben (z. B. bei Notostylops, Untereozän Patagoniens). Das Gebiß gleicht in den Grundzügen des Baues dem der Toxodontier. Die Backenzähne bleiben brachyodont.

Die letzte Unterordnung der Notoungulaten wird von den Astrapotherioidea gebildet; die Eckzähne sind als mächtige Hauer entwickelt, und die brachyodonten Molaren haben eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der Nashörner.

Fig. 683. Hand von Homalodontotherium Segoviae, aus dem Miozän Patagoniens. In 1/6 nat. Gr. *I—V* = 1. bis 5. Fingerstrahl, *p* = Pisiforme, *tr* = Ulnare, *l* = Intermedium, *s* = Radiale, *h* = Unciforme, *c* = Carpale III, *td* = Carpale II, *t* = Carpale I. (Nach *F. Ameghino.*)

19. Ordnung: Litopterna.

Ebenso wie die Pyrotheria und die Notoungulata sind auch die Litopterna nur aus Südamerika bekannt und sind aller Wahrscheinlichkeit nach auf dem Boden dieses Erdteils entstanden. Die ältesten Angehörigen dieses Stammes sind von primitiven Protungulaten, z. B. von Phenacodus (Fig. 656), kaum zu unterscheiden. Der Unterschied beschränkt sich auf die geringere Größe der Eckzähne und die bedeutendere Größe der Zahnlücken. Unter den verschiedenen, zum Teil sehr hoch spezialisierten jüngeren Gattungen ist Macrauchenia zu nennen, deren Schädel durch die weit nach hinten und oben verschobene Lage der Nasenöffnung auffällt (Fig. 684), ein Merkmal, das für ein Wasserleben des Tieres spricht. Die Gliedmaßen weisen sehr eigentümliche Verhältnisse auf. Während bei den Huftieren, die infolge vorgeschrittener Anpassung an das Schreiten und Laufen Verlängerungen der Gliedmaßenabschnitte aufweisen, diese Längenzunahme vor allem im Metapodialabschnitte (Mittelhand oder Mittelfuß) zum Ausdruck kommt, ist bei Macrauchenia diese Verlängerung im Arme durch die Längen-

zunahme des Unterarmes, im Hinterbeine durch die Verlängerung des Femurs und des Tarsus bewirkt worden, während die Metapodien keine Längenzunahme erfahren haben. Diese von der Spezialisation aller anderen Ungulaten abweichende Bildung ist dadurch zu erklären, daß Macrauchenia ein Sumpftier gewesen zu sein scheint, das einer großen Trittfläche bedurfte, um nicht einzusinken, und daß deshalb die Metapodien nicht in der Weise umgestaltet wurden, wie z. B. bei den Pferden.

Bei den Proterotheriiden, die neben den Macraucheniiden eine zweite Gruppe der Litopterna bilden, kam es jedoch (Thoatherium aus dem Miozän Patagoniens, Fig. 685) zu einer Reduktion der Seitenzehen, wie sie ähnlicherweise bei den Pferden infolge der vorgeschrittenen Anpassung an das Laufen auf hartem Steppenboden eingetreten ist.

Fig. 685. Linker Hinterfuß von Thoatherium cerepidatum, aus dem Miozän Patagoniens. ½ nat. Gr. *III* = dritter Zehenstrahl, *c* = Calcaneus, *t* = Astragalus, *f* = Facette für das Unterende der Fibula, *n* = Naviculare, *cb* = Cuboideum, *e* = Tarsale III, *m* = Tarsale II. (Nach *F. Ameghino.*)

20. Ordnung: Perissodactyla (Unpaarhufer).

Die Perissodactyla, heute nur mehr durch wenige Formen (Pferde, Tapire, Nashörner) vertreten, standen im Tertiär in hoher Blüte. Bei allen sind die Gliedmaßen durch das Überwiegen der Mittelzehe über die Seitenzehen gekennzeichnet, da diese die Hauptlast des durch die Gliedmaße laufenden Druckes trägt, und die Steigerung dieser Funktion hat in einem Stamme, in dem der Pferde oder Equiden, zu der Einzehigkeit oder Monodaktylie geführt (Fig. 686). Die Equiden tragen nur in sehr seltenen Fällen knöcherne Schädelprotuberanzen, die bei den lebenden Pferden als Abnormitäten auftreten, aber bei keiner lebenden oder fossilen Art zu einem gefestigten Merkmal ausgebildet worden sind; nur bei den Rhinocerotiden und den ausgestorbenen Titanotheriiden sind knöcherne Schädelzapfen zur Ausbildung gelangt, die bei den Nashörnern mit Hornscheiden überzogen sind, die in einzelnen Fällen eine enorme Größe erreichen können.

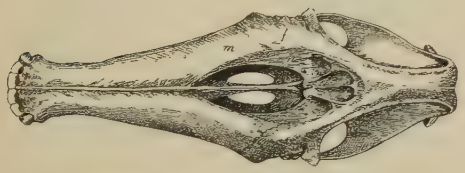


Fig 684. Schädel von Macrauchenia patagonica, von oben gesehen. 1/9 nat. Gr. (Nach *Bravard.*)

Im Eozän sind die Gebisse der Unpaarhufer noch bei allen Stämmen vollständig und lückenlos gewesen, haben aber im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung Reduktionen erfahren, am meisten bei den Rhinocerotiden, wo bei einzelnen Gattungen alle Schneidezähne und Eckzähne sowie der untere erste Prämolar verlorengegangen sind (z. B. bei Atelodus und Coelodonta). Die Backenzähne sind ursprünglich brachyodont, nehmen aber infolge der Annahme einer vorwiegend aus Steppenpflanzen (Gramineen) bestehenden Nahrung stetig an Höhe zu und werden bei den verschiedenen Stämmen unabhängig voneinander hypsodont. Ebenso tritt auch eine Komplikation des Kronenbaues ein, die besonders bei den Equiden einen hohen Grad erreicht hat (Fig. 687); in anderer Weise ist die Komplikation der Nashornmolaren erfolgt

(Fig. 628). Die Tapire, welche noch heute eine aus weichen Pflanzen bestehende Nahrung bevorzugen, weisen dagegen keine so tiefgreifenden Veränderungen des Kronenbaues der Backenzähne auf (Fig. 627 E). Die Komplikation der Backenzahnkronen erfolgt durch die Ausbildung von Jochen (Außenjoch, Vorderjoch, Hinterjoch, vgl. S. 425) bei den Tapiren und Nashörnern, zu denen bei den letzteren noch sekundäre Schmelzfalten (Crista, Crochet und Antecrochet) hinzutreten; außerdem wird die Außenwand durch Sekundärpfeiler (Parastyl, Mesostyl, Metastyl, Hypostyl) verstärkt (Fig. 688). In der Hand- und Fußwurzel treten niemals Verwachsungen wie bei den Paarhufern auf. Das Femur besitzt immer einen wohlentwickelten dritten Trochanter. Der Hinterfuß eilt in der Entwicklung dem Vorderfuß stets voran, so daß die Reduktionen der Seitenzehen, wie sie im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Pferde zu beobachten sind, im Hinterfuß zuerst auftreten. Da diese Veränderungen allmählich erfolgt sind, können wir

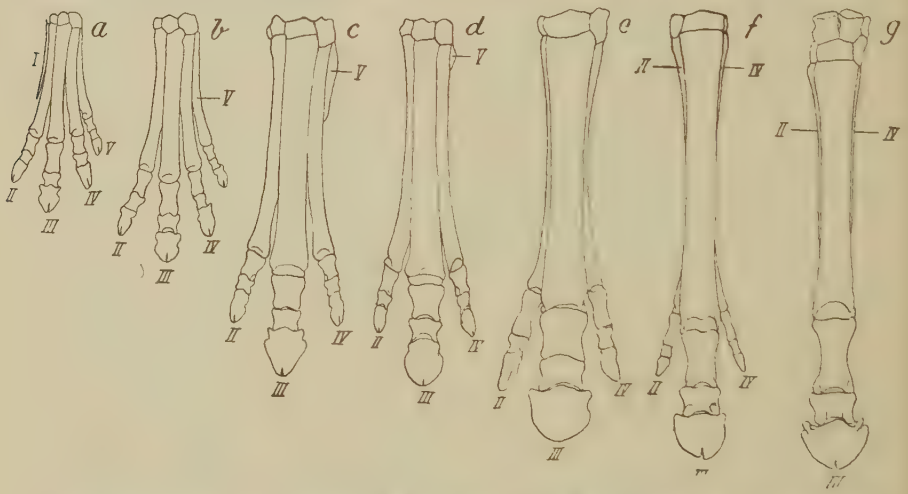


Fig. 686. Die phylogenetische Entwicklung der Pferdehand. — Die Reihe umfaßt nur nordamerikanische Equidenarten. *a* = Eohippus pernix. — Wasatch (Untereozän). *b* = Orohippus agilis. — Bridger (Mitteleozän). *c* = Mesohippus celer. — White River (Unteroligozän). *d* = Miohippus anceps. — John Day (Oberoligozän). *e* = Hypohippus equinus. — Deep River (Mittelmiozän). *f* = Hipparion Whitneyi. — Obermiozän und Unterpliozän. *g* = Pliohippus pernix. — Obermiozän und Unterpliozän. (Fig. *a*—*e* nach *O. C. Marsh*, *f* und *g* nach *R. S. Lull*. Geologisches Alter und Namen der Arten berichtigt von *H. F. Osborn*, 1918.)

die Entstehung höher spezialisierter Formen aus tiefer spezialisierten Typen, namentlich bei den Pferden, sehr genau verfolgen.

Dem primitiven Unpaarhufertypus stehen die Tapire unter den lebenden Stämmen der Perissodaktylen noch am nächsten. Heute sind sie auf das tropische Südamerika und Ostasien beschränkt, nahmen aber im Alttertiär eine viel weitere Verbreitung ein; im Eozän sind sie in Nordamerika und Europa zu Hause gewesen, lebten in Europa noch im Pliozän, in der Eiszeit auch noch in Nordamerika und in China und sind seither in diesen Gebieten erloschen. Ihnen schließt sich die erloschene Unterfamilie der Lophiodontinen aus dem Eozän Nordamerikas und Europas an.

Viel formenreicher ist die Familie der Nashörner (Rhinocerotidae). Ihre Blütezeit fällt in das obere Tertiär; in der Eiszeit lebten in Europa und Nordasien Verwandte der heute auf Afrika beschränkten Gattung Ceratotherium (C. simum), die mit einem dichten, rotbraunen

Fell bekleidet waren, z. B. Coelodonta antiquitatis, das eine stark verknöcherte Nasenscheidewand als Stütze des mächtigen Nasenhornes besaß (Fig. 689). Verschiedene Seitenzweige der Rhinocerotiden sind erloschen.

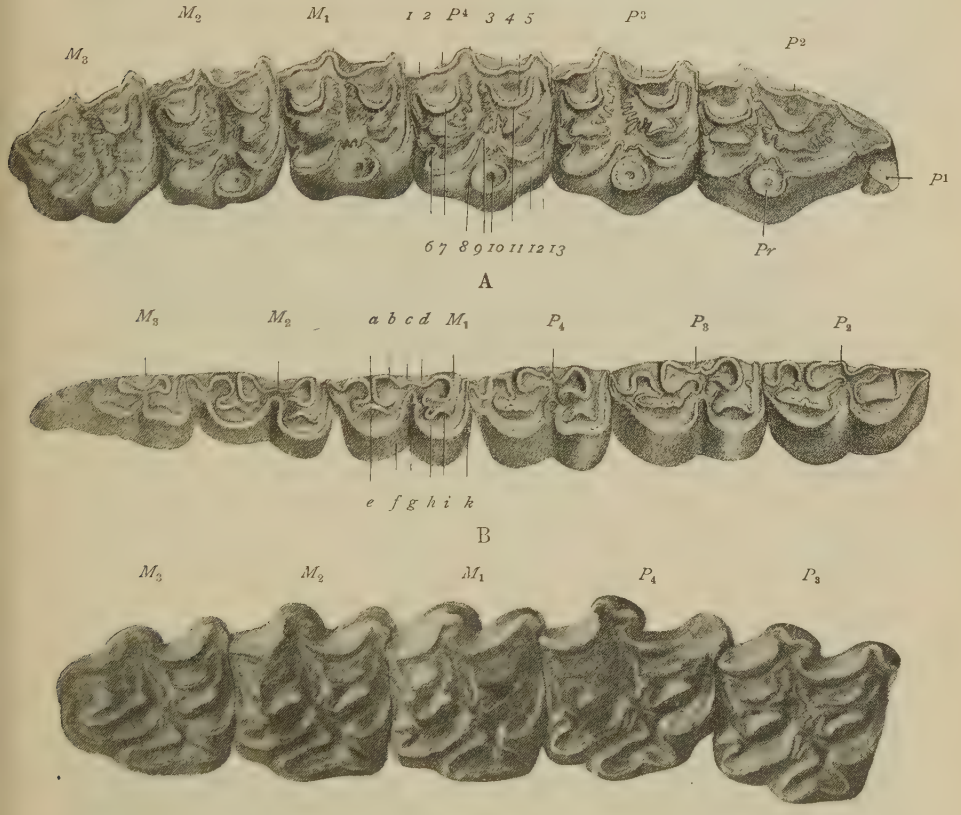


Fig. 687. A: obere, B: untere rechtsseitige Backenzahnreihe von Hipparion mediterraneum Hensel, aus dem Unterpliozän von Pikermi (¾ nat. Gr.). — (Nach *A. Gaudry.*) P^1—P^4 Prämolaren, M_1—M_3 Molaren des Oberkiefers, P_2—P_4, M_1—M_3 Prämolaren und Molaren des Unterkiefers. *a*—*k* und 1—13 Details. *Pr* = Protocon („Innenpfeiler"). C: obere rechtsseitige Backenzahnreihe von Equus Abeli Ant., aus der Tundrenschichte an der Basis des Lößes von Heiligenstadt in Wien. (¾ nat. Gr.) (Nach *O. Antonius.*)

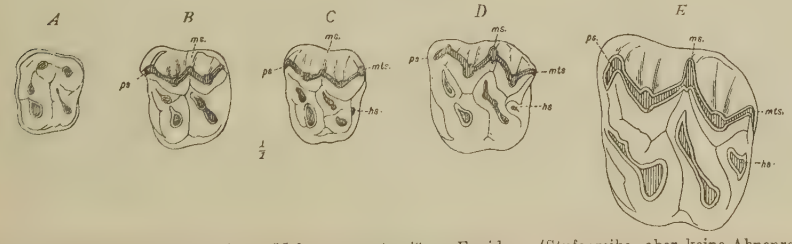


Fig. 688. Verschiedene Typen oberer Molaren von tertiären Equiden. (Stufenreihe, aber keine Ahnenreihe.) *A* Hyracotherium, *B* Pachynolophus, *C* Anchilophus, *D* Mesohippus, *E* Anchitherium. (*ps* = Parastyl, *ms* = Mesostyl, *mts* = Metastyl, *hs* = Hypostyl). Nat. Gr. (Nach *H. F. Osborn.*)

Die Equiden lassen sich bis auf untereozäne Stammtypen (Hyracotherium, Fig. 626) zurückverfolgen, die noch sehr klein waren und erst im Laufe der späteren Zeit langsam an Größe zunahmen, bis sie mit plistozänen Formen die Größe der heutigen größten Pferde-

schläge erreichten. Das Entwicklungszentrum der Equiden lag ursprünglich in Nordamerika und wahrscheinlich auch in Zentralasien, von wo aus zu verschiedenen Zeiten Auswandererwellen nach Europa fluteten. Im Miozän lebte in Europa ein kleines, noch dreizehiges Waldpferd, Anchitherium, das im unteren Pliozän von einem in großen Herden

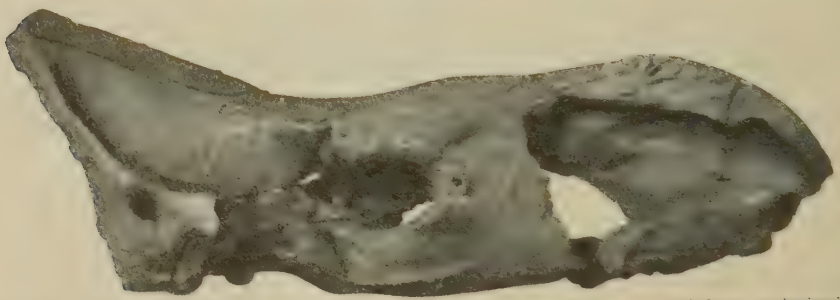


Fig. 689. Schädel des wollhaarigen Nashorns mit verknöcherter Nasenscheidewand, Coelodonta antiquitatis, aus dem Plistozän von Mewe (Kreis Marienwerder, in Westpreußen. — Schädellänge ungefähr 70 cm. (Nach *R. Hermann*, 1913.

eindringenden Einwanderer (dem dreizehigen Hipparion, Fig. 690) abgelöst wurde, das die Stammgattung der altweltlichen späteren Pferde wurde. Bezeichnend für den Bau der Backenzähne von Hipparion ist die komplizierte Fältelung des Zahnschmelzes im Zentrum der Krone sowie das Vorhandensein eines isolierten Innenpfeilers in den oberen

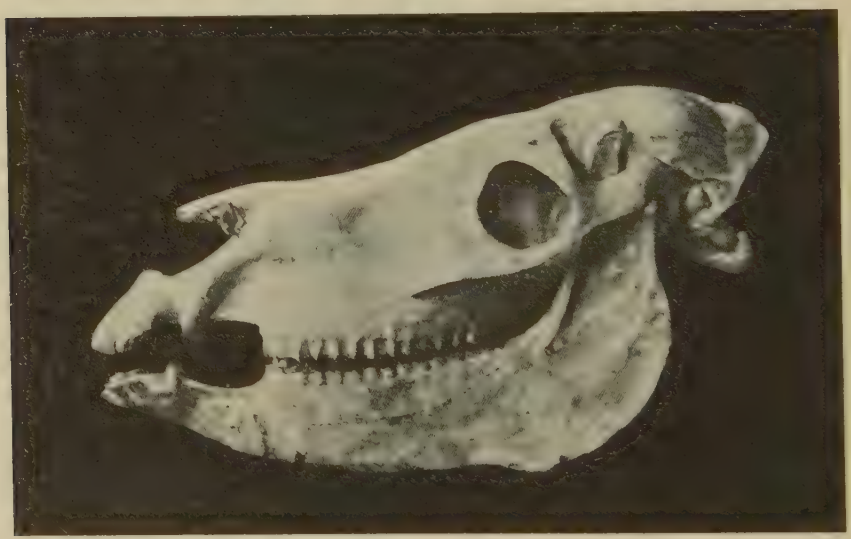
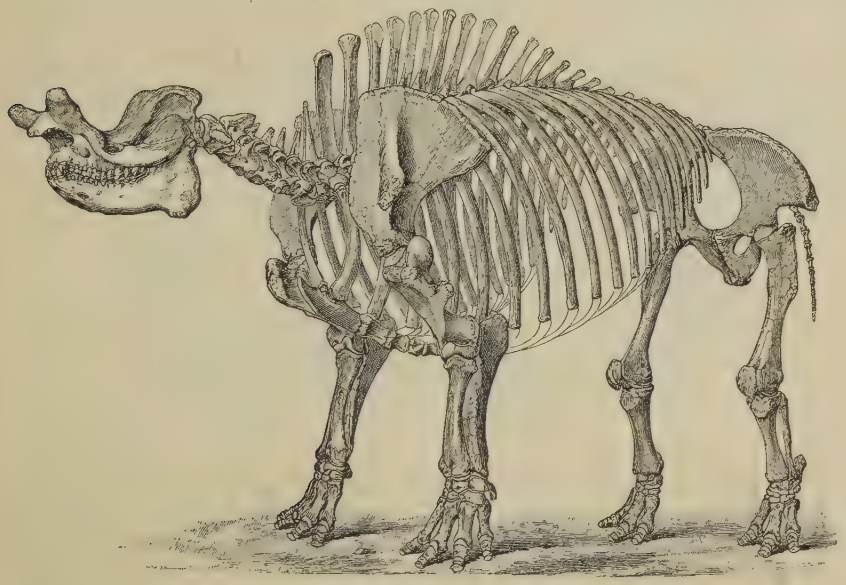


Fig. 690. Schädel einer kleinen, den lebenden Pferden nahestehenden Hipparionart (Hipparion minus Paul), aus dem unteren Pliozän der Insel Samos. — Ungefähr ¼ der nat. Gr. (Nach *Th. Kormos.*)

Backenzähnen (Fig. 687 A *Pr*), der bei den jüngeren Pferden mit den angrenzenden Zahnteilen bei der Abkauung schon frühzeitig vereinigt wird (Fig. 687 C). In Nordamerika waren die Pferde vor der „Entdeckung" Amerikas bereits ausgestorben, ebenso in Südamerika, wo sich einige eigenartige Pferdegattungen (z. B. Hippidium) im Plistozän aus Ein-

wanderern entwickelt hatten, die nach der Herstellung der Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika dorthin gelangt waren.

Die Familie der Titanotheriiden ist aus dem Alttertiär Nordamerikas (Eozän bis Oligozän) bekannt und hat nur sehr wenige Auswanderer nach Eurasien entsendet. Der ursprünglich hornlose Schädel erfuhr im Laufe der Stammesgeschichte mannigfache Umgestaltungen, namentlich durch die Ausbildung kräftiger Knochenzapfen, die nicht unpaarig wie bei den Rhinocerotiden (mit Ausnahme weniger fossiler Nashörner) angeordnet waren, sondern paarweise auf dem Schädel



Fig, 691. Skelett von Megacerops robustus aus dem Oligozän Nordamerikas (White River-Beds, Titanotheriumzone), von O. C. Marsh 1874 in Dakota entdeckt. Ungefähr $^1/_{40}$ d. nat. Gr. (Nach *O. C. Marsh.*)

standen. Einige jüngere Gattungen wuchsen zu bedeutender Größe aus und erreichten die Größe von Elefanten, wie der mächtige Megacerops robustus aus dem Oligozän Nordamerikas (Fig. 691).

21. Ordnung: Ancylopoda.

Die erloschenen Ancylopoden umfassen nur eine Familie, die der Chalicotheriiden. Das Gebiß dieser Formen war wie das der Titanotheriiden an weiche Pflanzennahrung angepaßt und blieb auch bei den am höchsten spezialisierten Gattungen ebenso wie bei den Titanotheriiden brachyodont. Die Gliedmaßen endeten in zurückziehbare Krallen, die auf tief gespaltenen Endphalangen saßen. Chalicotherium und Moropus scheinen Steppenbewohner gewesen zu sein, die mit ihren Krallen Pflanzenknollen oder Zwiebeln ausgruben oder sukkulente Pflanzen zerrissen; Macrotherium aus dem Miozän Europas war dagegen eine Waldform. Der Schädel war hornlos. Die durch einen eigentümlichen Bau der Halswirbel auffallenden Tiere sind aus dem Tertiär Nordamerikas, Indiens und Europas bekannt; die letzten Formen scheinen in China in der Plistozänzeit erloschen zu sein.

22. Ordnung: Primates (Herrentiere).

Die Primaten oder Herrentiere zerfallen in zwei Unterordnungen: 1. die Lemuroidea (Halbaffen) und 2. die Anthropoidea (Affen), zu denen auch die Familie der Hominiden gehört.

Die ursprünglichste Gruppe unter den Primaten ist die Unterordnung der Lemuroidea. Wir sind heute über die Vorgeschichte dieser Gruppe viel besser unterrichtet als zu der Zeit, in der die ersten Versuche einer Stammesgeschichte der Primaten entworfen wurden; wir kennen jetzt etwa 60 fossile Primatenarten aus dem Eozän, die sich auf 25 Gattungen verteilen, und zwar sind sowohl in Europa als auch in Nordamerika zahlreiche Reste gefunden worden, die zwar hauptsächlich aus Kieferstücken und Gebissen sowie aus vereinzelten Zähnen bestehen, aber trotz dieser lückenhaften Erhaltung uns einen befriedigenden Einblick in die wichtigsten Merkmale dieser Formen gestatten.

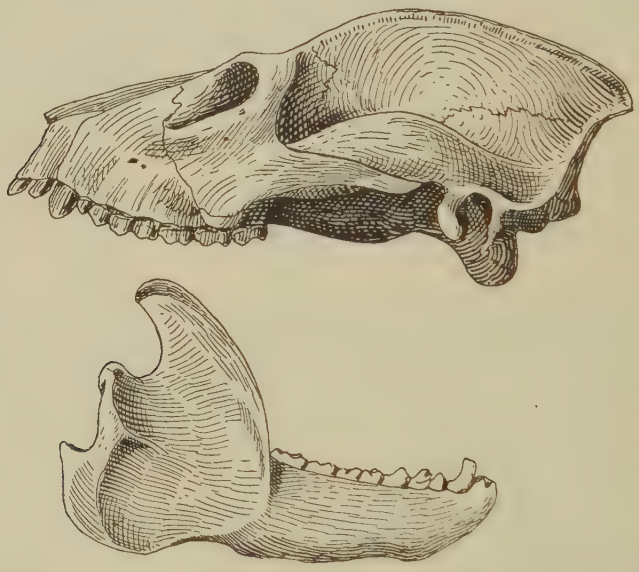


Fig. 692. Schädel und Unterkiefer von Adapis parisiensis Blainv., aus dem Alttertiär (Obereozän) Frankreichs (ungefähr nat. Gr.). — (Rekonstruktion von *H. G. Stehlin.*)

Die lebenden Primaten zerfallen nach dem Verhalten des Tympanicums in zwei scharf geschiedene Gruppen. Ursprünglich war das Tympanicum ringförmig (S. 428), wurde aber später bei den Affen der Alten Welt zu einer langen Röhre, dem Meatus auditorius externus (dem äußeren Gehörgang), verlängert und mit dem Petrosum verschmolzen, ohne daß es zu der Bildung einer Gehörblase oder Bulla gekommen wäre. Dagegen ist bei den Affen der Neuen Welt (Platyrrhinen) das Tympanicum in der ursprünglichen Ringform erhalten geblieben und bildet nur einen kurzen äußeren Gehörgang; eine Bulla ist vorhanden, aber sie ist wenig aufgetrieben. Erweisen sich somit die Affen nach diesen Merkmalen in zwei Gruppen gespalten, so finden wir noch eine weitere Scheidung darin, daß die madagassischen Halbaffen eine ganz isolierte Stellung unter allen übrigen Primaten in der Hinsicht einnehmen, daß das Tympanicum vom Aufbau der Bulla ausgeschlossen

ist, während es sich bei allen anderen Primaten mit Bulla an der Bildung derselben beteiligt.

Weitere wichtige Unterschiede betreffen das Vordergebiß der Primaten. Gemeinsam ist allen der Verlust eines Schneidezahnpaares im Zwischenkiefer und im Unterkiefer. Je nach der Spezialisation des Gebisses lassen sich jedoch bei den Primaten drei Typen scharf voneinander unterscheiden.

Der erste Typus findet sich bei den Affen (Anthropoidea) ausgebildet. Hier greifen die Vorder- und Eckzähne, wie z. B. bei den Raubtieren, derart ineinander ein, daß der untere Eckzahn vor den oberen zu stehen kommt, und ein weiteres Kennzeichen dieses Typs, den man als „normal" zu bezeichnen pflegt, ist die Verstärkung des Eckzahnes im Vergleiche zu seinen Nachbarzähnen. Der Gebißtypus des lebenden Koboldaffen (Tarsius) schließt sich dem Typus der Affen an.

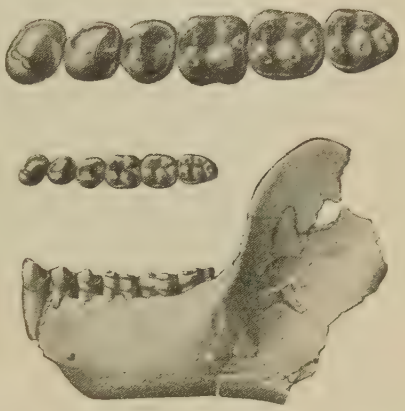


Fig. 693. Propliopithecus Haeckeli. Unteroligozän des Fayûm, Ägypten. Unterkiefer in nat. Gr. Oben: Unterkieferzähne in $^2/_1$ nat. Gr. (Nach *M. Schlosser*, 1911.)

Der zweite Typus ist durch die eigenartig spezialisierte Gattung Chiromys (das madagassische Fingertier) vertreten. Hier ist oben und unten nur ein Zahnpaar im Vordergebiß vorhanden, und zwar sind die unteren Vorderzähne wahrscheinlich die Homologa der Eckzähne der Affen. Die unteren Eckzähne sind somit in Wechselwirkung zu dem oberen Schneidezahnpaar getreten.

Der dritte Typus ist bei den übrigen Halbaffen (also mit Ausnahme von Tarsius und Chiromys) ausgebildet. Die unteren Schneidezähne sind gemeinsam mit dem unteren Eckzahn sehr schräg in den Kiefer eingepflanzt und bilden dadurch eine Art Kamm. Der obere

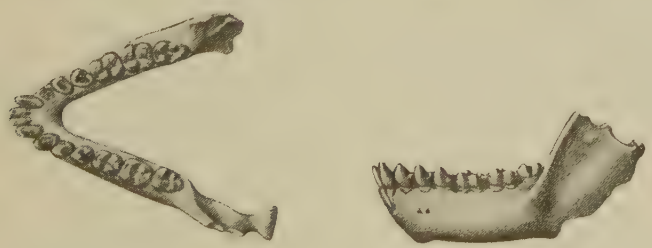


Fig. 694. Parapithecus Fraasi. Unteroligozän des Fayûm, Ägypten. Unterkiefer in nat. Gr. (Nach *M. Schlosser*, 1911.)

Eckzahn findet aber seinen Gegenpart im Unterkiefer nicht im unteren Eckzahn, sondern in dem hinter ihm eingreifenden vordersten Prämolaren des Unterkiefers.

Diese Spezialisationen sind so verschieden, daß an eine Ableitung des Affengebisses vom Halbaffengebiß und damit an eine Ableitung der Affen von den Halbaffen nicht mehr gedacht werden kann. Die Affen und Halbaffen stellen zwei divergente Stammeslinien dar, die sich in sehr früher Zeit von einer gemeinsamen Ahnengruppe aus ge-

trennt haben. Von diesem Grundstamme sind auch die Platyrrhinen ausgegangen, die zu den Katarrhinen engere Beziehungen besitzen als zu den Lemuroidea. Da die Spaltung der Stämme der Primaten schon in sehr früher Zeit erfolgt zu sein scheint, so geben uns die fossilen Reste keinen Aufschluß über die älteste Geschichte und die Verzweigung der Primatenstämme, wohl aber über die Geschichte innerhalb der einzelnen Stämme. Die fossilen Halbaffen, unter denen Adapis parisiensis (Fig. 692) und Necrolemur antiquus (Alttertiär Frankreichs) am besten bekannt sind, erweisen sich als echte Halbaffen. Frühzeitig

a *b*

Fig. 695. Unterkiefer von Dryopithecus Fontani, aus dem Obermiozän von Saint-Gaudens in Frankreich. ½ nat. Gr. (Nach *A. Gaudry.*) (*a* Unterkiefer von links, *b* von oben gesehen.)

haben sich unter den Halbaffen divergente Typen ausgebildet, die sich in verschiedenen Stammesreihen wiederholen, wie z. B. die an das Springen auf Bäumen angepaßten Formen oder die durch die lebende Gattung Chiromys und mehrere alttertiäre (eozäne) Gattungen vertretenen Typen mit nagerähnlichem Gebiß.

Während Lemuroidea sowohl im Eozän Europas als auch im Eozän Nordamerikas nachgewiesen werden konnten, sind die Katarrhinen oder die Affen der Alten Welt ausschließlich aus Europa, Asien und Insulinde sowie aus Afrika bekannt; die Platyrrhinen sind stets auf Südamerika beschränkt geblieben und sind von hier seit dem Miozän bekannt (Homunculus patagonicus, ein Cebide). Die ältesten echten Affen treten im Oligozän Ägyptens auf (Propliopithecus, Fig. 693, Parapithecus, Fig. 694, und Moeripithecus). Im Miozän Europas und Ostindiens erscheinen einige Menschenaffen, unter ihnen kleinere, dem lebenden Gibbon nahestehende Formen (Pliopithecus im Miozän Europas) und größere Formen (Palaeosimia in Ostindien, Dryopithecus, Fig. 695—697, in Europa und Ostindien, Griphopithecus in Europa und Sivapithecus in Ostindien). Auch im Pliozän Europas sind mehrere Menschenaffen gefunden worden (z. B. Paidopithex rhenanus, von dem nur ein Femur aus dem Unterpliozän von Eppelsheim bei Mainz vorliegt, sowie mehrere Backenzähne von Dryopithecus germanicus [Abel, 1919, Fig. 697] aus den Bohnerzen der Schwäbischen Alb, die früher ungerecht-

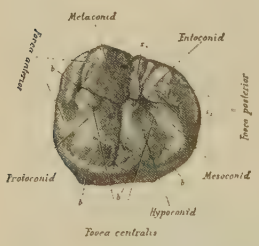


Fig. 696. Dryopithecus Darwini, Abel, aus den Leithakalkbildungen (Miozän) von Neudorf a. d. March, Ungarn. Letzter unterer linker Molar in $^3/_2$ nat. Gr. *b* = Basalband (Cingulum), $s_1 s_2$ = Sekundärhöcker. (Nach *O. Abel.*)

Fig. 697. Dryopithecus germanicus Abel, aus den Bohnerzen von Trochtelfingen in Schwaben, zweiter unterer linker Molar in $^3/_2$ nat. Gr. (Nach *O. Abel.*)

fertigterweise mit Paidopithex rhenanus zu einer Art vereinigt worden sind, ferner Neopithecus Brancoi aus den Bohnerzen Schwabens sowie Oreopithecus Bambolii aus dem Unterpliozän Oberitaliens).

Die ersten Cynopitheciden erscheinen erst im unteren Pliozän Europas und Ostindiens und später auch im Mittelpliozän Afrikas. Am

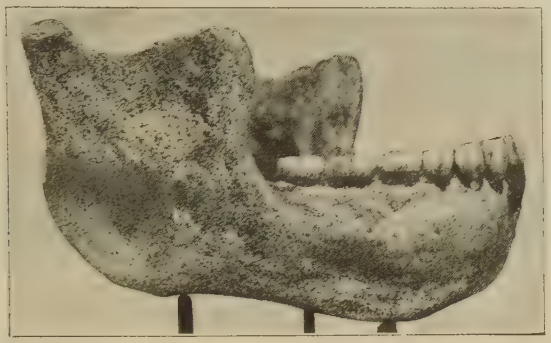


Fig. 698. Unterkiefer des Protanthropus heidelbergensis aus den Flußsanden der zweiten Zwischeneiszeit von Mauer bei Heidelberg. (Nach *O. Schoetensack.*)

besten ist Mesopithecus Pentelici aus dem Unterpliozän von Pikermi in Attika bekannt.

Die ältesten Hominiden, denen der vielumstrittene Pithecanthropus erectus aus dem unteren Plistozän Javas sowie Eoanthropus Daw-

Fig. 699. Schädel des Homo neandertalensis aus dem Plistozän der Grotte von Chapelle-aux-Saints (Dep. Corrèze, Frankreich.) (Nach *M. Boule.*)

soni aus dem Plistozän (oder Pliozän?) von Sussex zuzuzählen sein dürften, sind, wie heute mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit angenommen werden kann, zentralasiatischen Ursprungs und haben ihren aufrechten Gang infolge des Lebens in baumarmen Steppen erworben. Eine direkte genetische Verbindung zwischen den verschie-

denen Hominiden des Plistozäns, denen neben den bereits genannten noch der Heidelberger Mensch (Protanthropus heidelbergensis, Fig. 698) und der Neandertaler Mensch (Homo neandertalensis, Fig. 699) zuzurechnen sind (der erstere aus der zweiten Zwischeneiszeit Deutschlands, der zweite aus der dritten Zwischeneiszeit Europas bekannt), ist bisher nicht ermittelt worden; dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß diese verschiedenen Arten verschiedenen aufeinanderfolgenden Auswandererwellen angehören, die aus Asien abfluteten, so daß wir zwar die uns bisher bekannten fossilen Hominiden in eine Stufenreihe eingliedern können,

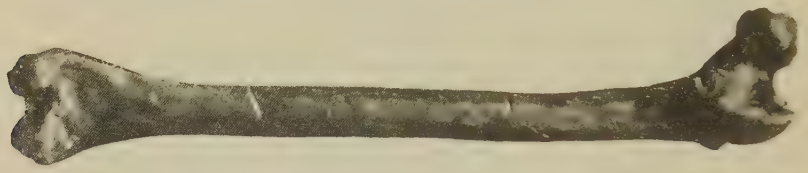


Fig. 700. Oberschenkelknochen von Paidopithex rhenanus Pohlig, aus dem unteren Pliozän von Eppelsheim bei Mainz. $^{5}/_{14}$ nat. Gr. (Orig.)

während uns die direkte Ahnenreihe der Hominiden einstweilen unbekannt und nur auf theoretischem Wege zu erschließen ist. Von diesem Gesichtspunkte aus gewinnt auch der vereinzelte Oberschenkelknochen von Paidopithex rhenanus aus dem unteren Pliozän von Eppelsheim bei Mainz (Fig. 700) besondere Wichtigkeit, da er zeigt, daß er von einem Primaten stammt, der den aufrechten Gang bereits häufiger übte als irgendeiner der lebenden Menschenaffen, wie aus dem Verlaufe der Trajektorienbahnen (O. Abel, 1919) und ihrem Vergleiche mit denen der Menschenaffen und der lebenden Menschenarten deutlich hervorgeht.

Register.

A.

Aale, Reduktion der Ventralen 347.
aalförmige Haifische 337.
Aalmolch 366.
Aasfresser, Zerstören der Tierleichen 1, 6.
Abacocrinidae 275.
Abacocrinus erraticus 275.
Abderites crassiramis 435.
Abdomen der Arthropoden 103.
Abdominale Stellung der Ventralflossen 345, 347.
Abdominalscutum 376.
Abdrücke fossiler Reste 7.
Abschluß der phylogenetischen Entwicklung 24.
Acalepha 72, 73.
Acantharia 59.
Acanthephyra debilis 119.
Acanthinskelett (der Phaeodaria) 60.
Acanthoceras rhotomagense 230.
Acanthoceratidae 230.
Acanthocystites briareus 274.
Acanthodei 344, 345.
Acanthodes Bronni 345.
Acanthograptus Granti 94.
Acarina 102, 124, 133.
Acephalen 142.
Acetabulum der Seeigel 304.
— der Wirbeltiere 399, 400.
Achyrodon 437.
Acidaspidae 121, 123.
Acidaspis 115, 117, 119, 123.
— Augen rudimentär 119.
— mira 115.
— Stielaugen 117.
Acipenser sturio 318, 319.
— — Spiracula 340.
Acipenseridae 354.
Acipenseridae, Chorda dorsalis vorhanden 318, 319.
Acrania, Stellung im System 43.
Acreodi 440, 441, 452.
Acrocrinus, Kelchbau 269.
— amphora 277.
Acropora, Bedeutung als Riffbauer 84.
— Standortsformen 79.
Acrosalenia, Körperform 256, 310.
— hemicidaroides 311.
Acroteuthis 235, 238.
Actaeonella gigantea 185, 186.
Actaeonidae 186.
Actinaria 73.
Actinoceras, Siphonalapparat 198, 199, 200.
— docens, Obstruktionsringe 200.
Actinocamax quadratus 239.
Actinocrinidae 276.
Actinocrinus, mit parasitischen Anneliden 97.
— magnificus 277.
Actinometra, Lage von Mund und After 260.
Actinopterygier, Abstammung 348.
— Terminalflosse 348—350.
Actinopterygii 347—350, 353—356.
Actinotrocha-Larve 241.
Adambulacralia 296, 297.
Adapis parisiensis 472, 474.
Adductoren der Brachiopoden 245.
— — Muscheln 143.
— des Unterkiefers 365.
Adelophthalmus, blind 132.
Adelphoceras 195.
Adjustoren der Brachiopoden 246.
Adlacrymale 360.
Adnether Schichten, Erhaltungszustand der Ammoniten 219.
Adventivloben 215.
Adventivsättel 215.
Aeger tipularius 111.
Aeglina 116, 117, 123.
— armata 117.
— prisca 114, 117.
Aegoceras raricostatum 227.
— Schalenwachstum 211.
Aegoceratidae 227.
Ähnlichkeitsreihen 22.
Aeluroidea 441.
Ärmchen der Seelilien 263.
Aepyornis 419.
Äste der Crinoideen 263.
Aetheria, Festwachsen 155.
— Caillauti, riffbildend 152.
Aëtosaurus 393.
Ätzschwämme 69, 70.
Äußeres Ligament der Bivalven 144.
Affen 472—476.
— Abschluß der Orbita 427.
— Schnauze verkürzt 427.
After der Echinodermen, Lage 256—314.
— fehlt oft bei den Brachiopoden 244.
Afterfeld der Seeigel 259.
Afterflossen 346, 348, 349.
Afteröffnung der Lamellibranchiaten 141.

Afterplatten der Schildkröten 376.
Afterpyramide 260, 267.
Afterröhre der Blastoideen 289.
— — Crinoideen 260, 267.
Afterspinnen 133.
Afterverschiebung bei den Seeigeln 257, 259, 261, 262, 300, 307, 309, 310, 311.
Agamidae 372.
Agassizocrinus, planktonische Lebensweise 272.
Agelacrinus 294.
A-Generation (Foraminiferen) 53, 54.
Agglutinierende Foraminiferenschalen 46, 47, 48.
— Terebelliden 99.
Aglossa 357.
Agnostidae 113, 121, 122, 124.
— phylogenetische Stellung 121.
— Zusammenklappen 119.
Agnostus 114, 121.
— blind 118.
— pisiformis 114, 124.
Agorophius pygmaeus 444.
Agriochoerus 450.
Ahnenformen 20.
Ahnengruppen 31.
Ahnenreihen 22, 464.
Akinetischer Schädeltypus 410.
Akrodonter Zahntypus 361.
Aktinien 73, 76.
Albatros, Flugweise 397.
Albien 27.
Alcyonacea 87.
Alcyonaria 73, 87, 88.
— Lebensweise 88.
Alcyonium digitatum 87.
Alcyonoidea 88.
Algen, Symbiose mit Korallen 84.
Algenwälder, von Foraminiferen bewohnt 55.
Algonkium 28.
Alisphenoid 316, 325, 329.
Alleinsipho 200.
Alloiostrophie 178.
Allotheria 430—434, 437.
Alluvium 27.
Alter der Tierstämme 18.
Altertum der Erdgeschichte 27.
Alttertiär 27.
Alveolarrinne bei Hesperornis 418.
Alveolen 361.
Alveolina 58.
— Haueri 51.
Alveolinenkalke 57.
Amaltheus, Lebensweise 218.
— margaritatus 214, 227.
— Vergleich mit Atlanta 171.
Amblotherium 437.
Amblypoda 456, 457.
Amblypterus 353.
— latus 349.
Amboß (Schädelknochen) 327.
Ambulakralfelder der Echinodermen 259.
Ambulakralfurche 259, 267.
Ambulakralfüße 259.
Ambulakralgefäßsystem, Funktion 258, 259.
Ambulakralplatte der Asteroidea 295.
— — Crinoidea 267.
Ambulakralporenfurchen 303.
Ambulakralradien, Orientierung und Homologie 262, 263.
Ambulakralsystem 258, 259.
Ambulakren, petaloide 302, 303.
Ameisenbären 427, 445, 446, 447
Ameisenfresser, zahnlos 429.
Amia 356.
— embolomere Wirbel 358.
— Spiracula rudimentär 340.
Amiidae 355.
Amiskwia sagittiformis 5, 315.
Ammodiscus 48.
Ammoniten, Aussterben 19.
— Färbung zum Teil erhalten 10.
— Kammerscheidewände 212.
— Konvergenz mit Foraminiferen 45.
— verheilte Schalenverletzungen 207.
— Stellung unter den Cephalopoden 221.
— vivipar 208.
Ammonitenform der Foraminiferenschalen 50.
Ammonitenstufe 215.
Ammonitentier, Rekonstruktion 206.
Ammonoidea, Artenzahl 220.
— Bewegungsart 218, 219.
— Blüte und Niedergang 221, 222.
— Erhaltungszustand 219, 220.
— Lebensweise 217, 218, 219.
— Lokomotionsorgane 207, 213, 218.
— Nabel 211.
— Nebenformen 222.
— Ontogenie 216, 217.
— Organisation des Tieres 206—208.
— Schalenform 208—210.
— Schalenskulptur 210.
— Schalenwachstum 192, 211.
— Septen 212—216.
— Stammesgeschichte 220, 221, 222.
— Systematik 187, 220, 221, 222.
— Wohnkammer 188.
Amnioten, Wirbelbau 320.
Amöben 47.
Amphibia 346—367.
Amphibien, Lebensweise 362.
— Stellung im System 43.
— Übergänge zu den Reptilien 363.
— verschiedene Typen der Wirbelbildung 317, 318, 319, 321.
Amphiceras Suessi 208.
Amphicöle Wirbelform 369.
— — bei Krokodilen 394.
Amphicoryne 52.
Amphilestes 437.
Amphimorphina 52.
Amphineura 137, 139, 140.
— nur marin 139, 140.
— Stellung im System 43.
Amphipoda 102, 109, 119.
Amphiproviverra 435.
Amphisbaenidae, Epipterygoid verloren 441.

Amphisbaenidiae, Condylen verdoppelt 412.
Amphistylie des Unterkiefers 340.
Amphitherium 437.
Amphiuma 366.
Amphiumidae 357.
Amphiura santaecrucis 298.
Ampyx, blind 118.
— lange Schwebestacheln 118.
Analflossen 346, 348, 349.
Analia der Crinoidea 267.
Analis 346, 348, 349.
Analoge Anpassungen (siehe unter Konvergente A).
Analröhren der Crinoideen, biologische Bedeutung 272.
Analscutum 376.
Analtubus der Blastoideen 289.
— — Crinoideen 260, 268, 276, 277.
Analyse, biologische 15.
Ananchytes ovata 312, 313.
Anaptychus 207, 212, 227.
Anaspida 332, 333.
Anatomie, vergleichende 19.
Anaulocidaris testudo, Lebensweise 307.
Anchilophus 469.
Anchitherium 470.
— aurelianense 423.
— Molarentypus 425, 469.
Ancillaria, Färbung fossiler Gehäuse 10.
Ancistropegmater Typus der Brachiopoden 250.
Ancyloceras 230.
— Lebensweise 218.
— Matheronianum 208, 209.
— Stacheln 220.
Ancylopegmater Typus der Brachiopoden 250.
Ancylopoda 450, 471.
Ancylus 178, 186.
Angiospermen, Zeitalter ihres Aufblühens 137.
Anguillula 6, 96.
Angulare 360.
Angulaten 227.
Angustisellater Embryonalkammertypus 216, 217.
Anicanodonta 447.
Anisomyarier 157.
Anisopyge 122.
Anisospira Strebeli, Septen 174.
Ankylosaurus, Beckenbau 399.
Annelida 96—102.
Anneliden, Stellung im System 43.
— in Crinoideen schmarotzend 97, 265.
— in Korallenstöcken lebend 89, 99.
— Fossilisation 5, 96.
— Phylogenie 138.
Annulus des Seeigelstachels 304.
Anodonta, Lebenszähigkeit 151.
— lebt einzeln 152.
Anodonten, massenweise Anhäufung von Schalen 152.
Anomalocystidae 293.
Anomia, Anwachsen 155.
Anoplophora, Lebensweise 154.
Anoplotheriidae 453, 455.
Anoplotherium 452, 453.
— commune 453.
Anormale Wohnkammern der Ammoniten 207, 211, 212.
Anpassung, Definition 16.
Anpassungen der Muscheln an den Aufenthaltsort 153, 154.
— verfehlte 24.
Anpassungsmerkmale der Mollusken 139.
Anpassungsreihe 22.
Anpassungssteigerungen 24.
Antecrochet 425, 468.
Antedon 258, 275.
— Aufgabe der sessilen Lebensweise 258, 259.
— macronema 272.
— Parasiten 97, 265.
— rosacea 270, 272.
— tertiäre Arten 275.
— vertikale Verbreitung 270.
Antennen der Arthropoden 103.
Antennula bei Nahecaris 109.
Antennulae der Trilobiten 116.
Anthozoa 73—90.
— Stellung im System 43.
Anthozoen, Mundbildung 39.
Anthracosia acuta 161.
— carbonaria 161.
— Konvergenzen 154.
Anthracosiiden 161.
Anthracotheriidae 453, 454.
Anthracotherium Karense 453.
— magnum 454.
Anthropoidea 472—476.
Antiarchi 334—335.
Antipatharia 73.
Antisiphonallobus der Ammoniten 214.
Antorbitalfortsatz von Mustelus 339, Fig. 519.
Antrodemus 399, 404.
Anuren 357, 367.
— Daumen 361.
— Schädel 328.
— Wirbelbau 321.
Anus 38, 40.
Aorta 318, 319.
— Schutzhülle 318.
Apex der Seeigel 300.
Aphroditidae 97.
Aphyonus, erblindet 118.
Apikalschild der Seeigel 301.
Apiocrinus mit parasitischen Anneliden 97, 265.
Apodidae 104, 105.
Aptien 27.
Aptychen 189, 207, 208, 211, 212.
Aptychus latus 212.
Apus productus 104, 105.
Arachnoidea 102, 112, 132, 133.
Arachnomorpha 102, 124—133.
— Augen 126.
— Stellung im System 43.
Araeoscelidia 408.
Araeoscelis gracilis 408, 409.
Aragonitschalen der Muscheln 148.

Araneida 102, 124, 129, 132, 133.
Arbeitsteilung bei Bryozoen 242.
Arborikolie 398, 399, 414, 415, 416, 427, 440.
— der Dinosaurierahnen 398.
Arca 145, 158.
— gleichklappig 147.
Arcestes intuslabiatus 225.
— latisellat 217.
— Nabel verschlossen 211.
— subumbilicatus 225.
Arcestidae 225.
Archaeoceti 441, 442, 443.
Archaeochelyidae 378.
Archaeocidaris 310.
Archaeocidaroidea 310.
Archaeocyathida 90.
Archaeolepas Redtenbacheri 107.
Archaeophis proavus 412.
Archaeopteryx 15, 19, 402, 403, 413—417.
— lithographica 414.
— Siemensi 402, 413, 415.
Archaeosiren 464.
Archaeostraca 108, 109.
Archaeozoische Epoche 27.
Archegosaurus, Wirbelbau 320.
Archelon ischyros 378, 379, 380.
Archiannelida, Stellung im System 43.
Archichelonia 376, 377.
Archicopepoda 108.
Archidesmus 133.
Archimylacris 135.
Arctoidea 441.
Arcualia 338.
Area der Bivalvenschalen 145.
— — Brachiopoden 250.
Arenicola piscatorum 100, 101.
Arethusina 122.
Argonauta 187.
— argo, Brutpflegeapparat 207, 231.
— Schalenbildung 198, 207.
Arietentypus bei Foraminiferen 48.
Arietites Bucklandi 227.
— Schalenwachstum 211.
— spiratissimus 227.
Aristocystidae 285.
Aristocystites bohemicus 285.
Arme der Brachiopoden 246.
— — Crinoideen 263.
— — Wirbeltiere 330.
— — Meerkrokodile, verkümmert 394.
Armfüßer s. Brachiopoden.
Armgerüste der Brachiopoden 246, 249, 250.
Armkranz der Seelilien 263.
Armmolche 357.
Arsinoitherium Zitteli 458, 459.
Arten, fossile, ihre Zahl 34, 42.
Artbildung, „iterative“ 155.
Arthrodira 335, 336, 337, 340.
Arthrodiren, Autostylie 335, 340.
Arthropoda 102—137.
— Systematik 43, 102.
— Fossilisation 5, 34.
— Lebensweise 103.
— vom Trochophoratypus abzuleiten 138.
Articulamentum (des Chitonenpanzers) 140.
Articulare 360.
Articulata 279.
Articulina 52.
— funalis 53.
Articulosa 280.
Artiodactyla 448—456.
Artiodaktyle Raubtiere 441.
Asaphidae 121, 123.
Asaphus 123.
— Kowalevskyi, Stielaugen 117, 118.
Aschelminthen 6, 96.
Aschelminthes, Stellung im System 43.
Aschenausbrüche, Verschütten fossiler Faunen 3, 4.
Ascoceras 193, 196, 198, 199, 201, 204.
— fistula 194.
— makrophag 195.
Ascoceratidae 204.
— Lebensweise 196, 197.
Ascocystites Barrandei 274, 275.
Asconstadium 60.
Asellater Embryonalkammertypus 216.
Aspidobranchina 182, 183, 184.
Aspidoceras acanthicum 229.
— Wechsel der Schalenskulptur 177.
Aspidoceratidae 221, 229.
Aspidorhynchidae 355.
Aspidorhynchus acutirostris 355, 357.
Asseln 102, 109, 112, 117.
— Bewegungsart 117.
Asteractinella expansa 63.
Asterias tenuispina, Armzahl 258.
Asteroblastus regularis 284.
Asterocystidae 284.
Asteroidea 255—262, 295—297.
— große Regenerationsfähigkeit 296.
Asterospondyler Wirbeltypus 339.
Asterozoa 255, 258, 259, 260, 261, 262, 295—299.
— After rudimentär 259, 260, 295.
— Ambulakralsystem 295, 297.
— Armzahl 296.
— Lage des Mundes 259.
— Nahrungsweise 260.
— sind nicht die Nachkommen der Thecoidea 294.
— Steinkanal 259.
— Stellung im System 43.
— Vektakel 259.
Astraeidae 84, 85.
Astragalus 330.
Astrapotherioidea 465, 466.
Astrocoenia Koninckı 86, 87.
Astroides calycularis 74.
Astropecten aurantiacus, Nahrungsweise 260.
— Forbesi 297.
Astrophyton, Körperform 256.
Astylospongia praemorsa 67.
Asymmetrie bei Ammoniten 208, 209.
— — Brachiopoden 248, 249.
— — Nautiloideen 204.
— — Schnecken 171.
Ateleaspis tesselata 333.

Atelodus 467.
Atemöffnung der Lamellibranchiaten 141.
Atemkamin der Herzigel 305.
Atemrinne der grabenden Seeigel 308.
Atemröhre der Schnecken 173.
Atemsipho der Muscheln 141.
Athecalia 75.
Atheriniden, Ventralflossen 347.
Athrodon 437.
Athyris subtilita 253.
Atlanta, Fuß als Schwimmorgan entwickelt 170.
— Lebensweise 171, 181.
— Operculum 174.
— Peroni 171.
Atlas 323.
Atmungsfüßchen der Seeigel 303.
Atmungswerkzeuge der Brachiopoden 246.
Atremata, Stielöffnungen 250.
— Systematik 252.
Atrophie 23.
Aturia aturi 201.
— Perlmutterschichte erhalten 10.
Aucella okensis 169.
Aucellen, Leitfossilien 162.
Augen der Trilobiten 115—118, 122—124.
— — Muscheln 156.
— von Nautilus 189.
Augenhügel der Trilobiten 112.
Aulacoceratidae 203.
Aulacoteuthis 235, 238.
Aulopora serpens 90.
Auloporidae 89.
Auluroidea 255, 256, 261, 262, 298, 299.
— Lage von Mund und After 295.
Ausgeschnittene Mündung bei Schneckenschalen 173.
Ausgleichszustand zwischen Tier und Umwelt 24.
Ausguß der Schneckenschale 173.
Außenjoch 425.
Außenlippe der Schneckenschale 175.
Außenrandfalten der Schneckenschalen 175.
Aussterben der Arten 29.
— einer Tiergruppe 19.
Austern 161.
— Bankbildung 152.
— besaßen ursprünglich zwei Schließmuskeln 148.
— dickschalig 140.
— Fossilisation der Schalen 8, 159.
— Fuß verloren 142.
— haben Kalkspatschalen 8.
— Mantelränder getrennt 141.
— monomyar 143.
— Schalenverzerrungen 147.
— Schloßtypus 145.
— Schloßstärke 148.
— Stammesgeschichte 148, 157.
Austerntod 99.
Autostylie, konvergente Entstehung in verschiedenen Gruppen der Fische 335, 340, 342.
Autotomie 309.
Auxiliarloben der Ammoniten 214.
Auxiliarsättel der Ammoniten 214.
Aves s. Vögel.
— Stellung im System 43.
Avicularien der Bryozoen 242.
Avicula contorta 160, 169.
Aviculiden 152.
Axialorgan der Seeigel 300, Fig. 462.
Axillare der Crinoideen 264.
Axis 323.
Axocoel 41, Fig. 9.
Axonolipa 92, 93, 94, 95.
Axonophora 92, 93, 95.

B.

B-Generation der Foraminiferen 53, 54.
Backenzähne der Säugetiere 422—427.
Bactrites 203, 221.
Bactrites, Ähnlichkeit mit Orthoceras 221.
— gracilis 222, 223.
Baculites 226.
— Konvergenzerscheinungen 221.
— ovatus 210, 213.
Badener Tegel, Brachiopoden 255.
Badeschwämme 64.
Bänke (von Bivalven) 152.
Bär, Funktion der Großzehe 428.
Bären 427, 428, 440, 441.
Bairdia 106.
Bajocien 27.
Balaniden 107, 108.
Balanoglossus 101.
Balantium 186.
Balanus Holgeri 107.
Band der Bivalven 143, 144.
Bandarea der Muscheln 144.
Barathronus, erblindet 118.
Barettia 165.
Barrêmien 27.
Barroisia 63, 68, 69.
— anastomans 69.
Bartenwal, zahnlos 429.
— Zygapophysen rudimentär 428.
Bartenwale 443, 444.
Barycrinus Hoveyi 298.
Barytheriidae 458, 463.
Barytherium 458, 463.
Basalband 423.
Basalia des Crinoideenkelches 266.
Basidorsalia 319—321.
Basihyale 316, 327.
Basioccipitale 316, 324, 360.
— der Teleostomen 329.
— Anteil an der Gelenkhöckerbildung 360.
Basisphenoid 316, 325, 360.
— der Teleostomen 329.
Basiventralia 319—321.
— fehlen den Schlangen 413.
Bathonien 27.
Bauchflossen, rudimentär oder verloren 347.
Bauchschild der Schildkröten 376.
Baumameisenfresser, Phalangenzahl reduziert 428.

Baumkänguruh 399.
Baumwurzeln, zerstören Fossilreste 11.
Bauria cynops 381, 382.
Beckenbau der Saurischier und Ornithischier 399, 400, 401.
Beckengürtel 330.
Beckenreduktion der Wale 21, 443.
— — Sirenen 464.
Begräbnisort vorzeitlicher Tiere 14.
Beharrungszustand eines Organs 19.
Belemnitella mucronata 238, 239, 240.
Belemniten 87, 187, 203, 231—241.
— innere Schale 179.
— — gebrochen und wieder verheilt 238, 239.
— mit fossilen Federkorallen verwechselt 87.
— Zahl der Fangarme 187, 231, 232.
Belemnitenschlachtfelder 14, 239.
Belemnites clavatus 235.
— excentricus 234.
— semihastatus 236.
— spinatus 238.
Belemnoidea, Abstammung 231, 232, 233.
— Systematik 187, 231.
Belemnoteuthiden 239.
Belemnoteuthis antiqua 239, 240.
Bellerophon 183.
— macrostoma 181.
— striatus 181.
— Urii 181.
Bellerophontidae 181.
Bellerophontiden, Lebensweise 181.
Bellinurus Reginae 128, 129.
Beloceras 215.
— multilobatum 222.
Belodon Kapffii 391, 392.
Belonorhynchus gigas 354.
Beloptera belemnitoidea 240, 241.
Belopteriden 240.
Belosepia Blainvillei 240, 241.
Bengalichthys, blind 118.
Benthobatis 118.
Benthonische Ammoniten 218, 219.
— Lebensweise 36.
Bernstein, Fossilisationsvorgänge 2, 3.
Bernsteinfichte, Harzabsonderung 2.
Beschuppung der Teleostomen 338, 347, 348, 349.
Bettongia 431.
Beutelfüchse 427, 435, 436.
Beutelratte 341, 435.
Beuteltiere 420, 434—436.
— Zahnersatz 426, 427.
— zu Flugtieren geworden 17.
Beutelwolf 427, 435.
Bewegungsart der Muscheln 138, 142, 150.
Beyrichia Bronni 106.
Bifarina 52.
Bigenerina 52.
— agglutinans 53.
bilaterale Symmetrie der Seeigel, Entstehung 307.
Bilobiten 96.
binodose Ceratiten 223.
Biogenetisches Grundgesetz 217, 309.
Bipedie, Entstehung 399.
Bipinnarialarve 296.
Birkenia elegans 332.
Biseriale Foraminiferenschalen 47.
Bivalven 141—169.
— Anpassungen 153—156.
— Aufenthaltsort 151, 152.
— Bewegungsfähigkeit 138, 142, 150.
— erblindet 138.
— Färbung fossiler Schalen 10.
— Feinde 153.
— fossile, Erhaltungszustand 10, 159, 160.
— geologische Verbreitung 160—164.
— Körper 141.
— Larvenleben 156.
— Nahrungsweise 149.
— Orientierung der Schalen 143, 144.
— Schale 137.
— Schwimmvermögen 138, 150.
— Systematik und Stammesgeschichte 156.
Bivium der Holothurien 259, 314.
Blastocoel 37.
Blastocystidae 290.
Blastoidea 283. 288—291.
— Hydrospirensystem 289.
Blastoidocrinus carchariaedeus 289, 290.
Blastoporus 37.
Blastula 37.
Blattfüße der Gigantostraken 131.
Blattoidea 135.
Blattwirbeltypus 339.
Blätter, Inkrustierung 9.
Blauwal, Körperlänge 404.
Blinde Meerestiere 118.
Blindheit bei Trilobiten 116, 118.
Blindheit lebender Cephalopoden 234.
Blindwühlen 356, 357.
Blütenpflanzen, Ausbreitung und Entfaltung in der Kreideformation 137.
Bodeneis Sibiriens, Fossilisation der Tierleichen 3.
Bogenwirbel 318—321, 338, 346.
Bohemura Jahni 299.
Bohnerzspalten mit Fossilresten 3.
Bohrgänge fossiler Tiere 6, 7, 12, 13, 96—102, 241.
Bohrlöcher von Raubschnecken 153, 181, 182.
Bohrmuscheln, zerstörende Tätigkeit 141, 142, 149, 150, 154.
Bohrschwämme, zerstörende Tätigkeit 12, 69, 70.
Bohrtätigkeit der Seeigel 306.
Bohrwürmer, zerstörende Tätigkeit 12, 96—102.
Boidae 413.
Bolodon 437.
Bombinator, Wirbelbau 321.
Boreale Muscheltypen 164.
Borhyaena 435, 449.
Borstenkiefer, Stellung im System 43.
Borstenwürmer 96.
Bos taurus, Halswirbel 323.
Bothriocidaris globulus 310.
— Pahleni 310.

Bothriocidaroidea 309.
Bothriolepis 335.
Bothryocrinus decadactylus 264.
Brachauchenius 390.
Brachialia der Crinoideen 263.
Brachialscutum (Schildkröten) 376.
Brachidia 249.
Brachiolen von Pleurocystites 287.
Brachiopoda 241, 244—255.
Brachiopoden, Färbung fossiler Schalen 10.
— Arme 246.
— Armgerüst 249.
— geologische Verbreitung 254.
— Jugendformen 246.
— Körper 244—246.
— Konvergenzen mit Cirripediern 107.
— Muskulatur 245, 246.
— Schale 246—248.
— Schloßbildungen 251.
— Stellung im System 43, 252.
— Stielöffnung 250.
— Symmetrieverhältnisse 247, 248, 249.
— tertiäre 255.
Brachiosaurus 405.
Brachyodontie 422, 423, 449.
Brachyuren 110.
Brackwasserschnecken, Merkmale 176.
Bradypodidae 447.
Bradypus, Zahl der Halswirbel 428.
Bradysaurus Baini 371, 372.
Branchialia bei Lysorophus 366, 367.
Branchiopoda 102, 104, 105, 108.
Branchiosauridae 364.
Branchipus 104, 105, 117.
Braunbär 440.
Brauner Jura 27.
Braunkohlensümpfe, Fossilisationsvorgänge 4.
Braunsteinpseudomorphosen nach Spongienskeletten 64.
Brechscherengebiß der Arthrodiren 336.
Brechscherenzähne der Säugetiere 422, 439.
Brevicones 203.
Brevirostres 394.
Bridgerschichten, Entstehung 4.
Brisinga, Körperform 256.
Brissopsis lyrifera 301.
— Stachelkleid 301, 305.
Bronteidae 121, 123.
Bronteus 115, 117, 123.
— planus 115.
Brontosaurus 405.
— Beckenbau 399.
Bruchverletzungen bei Phytosaurus 391.
Brückenechse 368, 382.
Brustbein, bei Hesperornis ungekielt 416, 418.
Brustkorb 322.
Brustschultergürtel 330.
Brustwirbel 323.
Brutpflege von Argonauta 231
Bryozoa 241, 242, 243, 244.
— Stellung im System 43.
— Synökie mit Anneliden 99.
Bucciniden, Faltenbildung 175.
Buccinum, Operculum 174.
— räuberische Lebensweise 153, 181.
— undatum, gefährlicher Feind der Muscheln 153.
Buchiola 161.
Buchtracheen 126.
Bulimina 52.
Bulimus perversus 172.
Bulla, Muschelfresser 182.
— tympani 327.
Bunodes lunula 128, 129, 132.
Bunodontie 422, 425.
Bunolophodon 461.
— angustidens 461.
— arvernensis 461.
— longirostris 461.
Bunoselenodontia 453.
Buntsandstein 127.
Burgessia bella 105.
Butterfly squid 234.
Byssus der Lamellibranchiaten 142, 143.

C.

Cacops aspidephorus 363, 364.
— — Wirbelbau 320.
Caecum, Konvergenz mit Lituites 178.
Caenolestes 435.
Caenotheriida 453.
Calamoichthys 351.
Calamophyllia 86.
Calcaneus 330, 422.
— Sporn bei den Fledermäusen 396.
Calcarina Spengleri 52.
Calceocrinidae 280.
Calceocrinites 280.
Calceola, Konvergenzerscheinungen 155.
— sandalina 80, 82.
Calceolidae 82.
Calcispongia 60, 63, 64, 65, 68.
Calianassa subterranea 118.
Callicrinus Murchisoni 275, 276.
Callocystidae 287.
Callocystites Jewetti 287, 288.
Callorhynchus 343.
Callovien 27.
Calymmenidae 121.
Calyptocrinidae 275.
Calyx der Crinoideen 265.
Camarocrinus 97, 265.
Camelidae 455.
Camelopardalidae 456.
Camerater Typus der Seelilien 273.
Cameroceras, Gaskammern 197.
— Rückzug des Tieres aus den älteren Schalenteilen 200.
— Sipho 197—201.
Campanularien 71.
Camptosaurus, Beckenbau 399.
Canalis lacrymalis 324, 326.
Cancellaria, Skulptur der Schale 177.
Cancellariiden, Faltenbildung 175.
Canidae 441, 442.
Caniden, Verwandtschaft mit den Robben 442.

Capitulum (der Cirripedier) 107.
Capitulum costae 322.
Caprina, sessile Lebensweise 155.
Capriniden 161.
Capulidae 182, 184.
Carapax der Schildkröten 375, 376, 379.
Cardinia, Konvergenzen 154.
Cardiola interrupta 161.
Cardium edule, in eingegrabener Stellung 141.
— gleichklappig 147.
— Larve 221.
— Rippenbildung 248.
— vermag zu springen 142, 150.
— von Raubschnecken verfolgt 153.
Caretta, Muschelfresser 153.
Carina (der Cirripedier) 107.
Carinatae 417.
Carnites floridus, Perlmutterschichte erhalten 10.
Carnivora 438—442.
Carpalia 330.
Carpalphalangen 330.
Carpenteria utricularis 52.
Carpoidea 255, 258, 261, 262, 291—293.
Carpoideen, asymmetrisch 292.
— Konvergenz mit Pleurocystis 282.
— — — Panzerfischen 291.
— Lage von Mund und After 261, 292.
— Struktur der Kelchplatten 282.
— System 291.
Carpus 330, 422.
Caryocystidae 287.
Caryocystis geometrica 282.
Caryocystites Angelini 287, 288.
Caryophyllia 84.
Casea Broilii 372, 374.
Cassididen, Faltenbildung 175.
— Nahrungsweise 182.
Caudalis 346, 348, 349.
Caudalscutum 376.
Cavicornier 452, 456.
Cavitas glenoidalis 411.
Cavoliniidae 186.
Cavum tympani 375.
Cebidae 474.
Cebochoerus minor 453, 454.
Cement der Säugetierzähne 331.
Cenoman 27.
Centetidae 438.
Centralia 330.
Centrisciden, Ventralflossen 347.
Cephalaspis, Erhaltungszustand 8.
— Lyelli 333.
Cephalon der Trilobiten 112.
Cephalopoda 34, 187—240.
— an bestimmte Fazies gebunden 217 bis 219.
— Augen 138, 234.
— Brutpflege 231.
— Gebisse 218.
— Hauptgruppen 187, 188.
— Konvergenzen mit Foraminiferen 45.
— — — Gastropoden 178, 194, 195, 208, 209.
— Lokomotion 138, 194, 195.
Cephalopoda, Nahrung der Ichthyosaurier 386.
— Nahrungsweise 153, 189, 194.
— nur marin 139.
— Schale 137.
— Stellung im System 43.
Cephalothorax der Arthropoden 103.
Ceraospongia 62, 63, 66.
Ceraterpetontidae 364.
Ceratiten, Lebensweise 219.
— ohne „Altersskulptur“ 223.
Ceratitenstufe 215.
Ceratites japonicus 220.
— latisellat 217.
— leere Gehäuse an den Strand geworfen 388, Fig. 587.
— nodosus 223.
— — Lobenlinie 215.
— pulcher 223.
— semipartitus 224.
Ceratitidae 223.
Ceratocystis, Lage des Afters 261.
Ceratodus 388, Fig. 587.
— runciatus 353.
Ceratohyale 316, 327, 339, 340.
Ceratopsidae 408.
Ceratotherium simum 468.
Cerithiidae 185.
Cerithium, Färbung fossiler Gehäuse 10.
— giganteum 174, 177, 185.
— lignitarum 185.
— margaritaceum 185.
— Operculum 174.
— pictum 185.
— rubiginosum 185.
Cervicornier 450, 452, 456.
Cervidae 450, 456.
Cervinae 456.
Cestracion 338.
— Muschelfresser 153.
Cetacea 422, 438, 442—445.
Cetomimus, erblindet 118.
Chaetae (der Chaetopoden) 96.
Chaetetes 89.
Chaetetidae 89.
Chaetognatha 315.
— fossile Reste 5.
— Stellung im System 43.
Chaetopoda, Stellung im System 96, 97.
— fossile Reste 96.
Chalicotheriidae 471.
Chalicotherium 450, 471.
Chama 161, 165.
— Funktion der Schalenstacheln 155.
— Konvergenzerscheinungen 155.
— mit der linken Klappe festgewachsen 155.
Chamaeleonen 411.
Chamaeleonidae, Epipterygoid verloren 412.
— Verlust der Streptostylie 411.
— fossile Reste 412.
Champsosauridae 383, 384.
Chaunoteuthis 232.
Cheilostomata 243.
Cheirodus granulosus 354.

Cheiruridae 121, 124.
Cheliceren 129.
Chelonia (Ordnung) 374—380.
— (Gattung) 375, 380.
— Phalangenzahl 376, 380.
— Schläfendach 375.
— tegaler Schädel 375, 408.
Chilarien 129, 130.
Chilopoda 133.
Chimaeren 337, 340, 342—344.
Chimaeridae 343.
Chimaeriden, Eikapseln fossil erhalten 344.
Chirocrinidae 286.
Chirocrinus insignis 282, 286.
Chiromys 473, 474.
Chiroptera 438.
Chirothauma macrosoma 236, 237.
Chitin der Foraminiferenschalen 45.
— des Arthropodenskeletts 103.
— Fossilisation 5.
— in Steinkohle verwandelt 8.
Chitingehalt der Molluskenschalen 138.
Chitinschichte der Nautilusschale 190.
Chiton 139, 140.
Chlamydoselache anguineus 337, 345.
— Kiemenvorhänge 337.
— Wirbelbildung 339.
Chlamys, Schwimmvermögen 150.
Choanen 327, 360.
— Lage bei den Krokodilen 393.
Choanoflagellaten 38.
Chondrocranium 317.
Choloepus, sechs Halswirbel 428.
Chondrophoridae 240.
Chondrosteidae 354.
Choneziphius, auf sekundärer Lagerstätte gefunden 13.
Chorda dorsalis 318, 338, 339, 343.
— — bei Holocephalen persistent 343.
Chordafaserscheide, verkalkt bei den Elasmobranchiern 338.
Chordakanal 339.
Chorda tympani 411.
Chordawirbel 317, 338, 339.
Chordonia, allgemeine Kennzeichen 39.
— Stellung im System 41, 42, 43.
Choristoceras rhaeticum 208, 209, 224.
Chromatophoren der Coccolithophoriden 44.
Cidaridae 304, 307, 308, 310.
— Nahrungsweise 307.
Cidaris 303, 306, 310, 314.
— coronata 303.
— langlebige Gattung 310.
— Stachelformen 304.
— Symmetrieebenen 256.
Cidaroidea 303, 304, 305, 306, 310.
Ciliata 60.
— Stellung im System 43.
Cingulum 423.
Cirri der Seelilien 264.
Cirripedia 102, 104, 106—108.
— Konvergenzen 107, 108, 155.
Cirrothauma Murrayi, erblindet 118, 234.
Cladoceren 104, 105.
Cladocora cespitosa 84.
Cladocrinoidea 273—276, 280.
— Pinnulae 263.
Cladodus Fyleri 340, 341.
Cladoselache 340, 341.
Clasper der Haifische 341.
Clausilien 175.
— Schlußwindung 175, 177.
— Verschlußapparat der Schale 175.
Clausilium, Funktion 175.
Clavicula der Fische 356.
— von Metopias 364.
Clavirostridae 235, 236, 239.
Clavulina 48, 52.
— communis 50.
Cleithrolepis minor 355, 356.
Cleodora 181.
Clidastes 412.
Climacammina textulariformis 47.
Climacograptidae 95.
Climacograptus Kuckersianus 91, 93, 94, 95.
Climatius Macnicoli 344, 345.
Cliona 69, 70.
— patera 69.
Clionidae 69.
Clymenia, asellat 216.
— glatte Schale 210.
— Größenzunahme 211.
— Lage des Sipho 207, 208, 217, 221, 222.
— Lobenlinie 212, 215.
— Schalenwachstum 216.
— serpentina 213.
— speciosa 221.
— Verwandtschaft mit Nautiloideen 220, 221.
Clymeniidae 222.
Clypeaster 302, 303, 311, 313.
— aegyptiacus 312.
— geologisches Vorkommen 311.
— sardiniensis 302.
Clypeastroidea 311.
Cnemidiastrum Goldfussi 67, 68.
— rimulosum 68.
— stellatum 68.
Cnidaria 69.
— Verlust der Bewegungsfreiheit 138.
— allgemeine Kennzeichen 39.
— Stellung im System 43.
Coccolithen 44.
Coccolithophoridae 42, 44.
Coccosteus decipiens 335, 336, 337.
— Erhaltungszustand 8.
Cochliodontidae 342.
Cochloceras Suessi 208, 224.
Codaster 289.
— trilobatus 291.
Codasteridae 291.
Coeciliidae 357.
Coelacanthidae 351.
Coelenterata 60—95.
— Gruppierung 39.
Coelenteron 39.
Coelestin in Radiolarien 60.
Coeloceras, Ahnenform der Stephanoceratiden 228.

Coeloceras, Wohnkammerlänge 220.
Coelodonta 467.
— antiquitatis 469. 470.
Coelomata 95.
— allgemeine Kennzeichen 39—42.
— Stellung im System 43.
Coeloptychiidae 67.
Coeloptychium 62.
— agaricoides 67.
— Seebachi 67.
Coelurosauria 402.
Coenenchym des Korallenskelettes 77.
Collyrites 302, 312.
— elliptica 302.
Colobocentrotus atratus 304, 306, 307.
Columella Cranii 410, 411, 412.
Columella der Korallen 75.
— der Schneckenschale 172.
Columelliden 175.
Columnalia der Crinoideen 263.
Colymbiformes 418.
Colymbidae 418.
Comatula 267.
Compacta 279, 280.
Complementare 360.
Compsognathus 15, 414.
— longipes 401, 403.
Conchopoma, Schädelbau 329.
Condylarthra 449, 451, 465.
Condylus occipitalis 325, 326, 360.
— bei Reptilien einfach 360, 363, 382.
— bei Stegocephalen doppelt 360.
— bei Trimerorhachis einfach 363.
— bei Amphisbaeniden doppelt 412.
— bei Theriodontiern doppelt 360, 382.
Congeria subglobosa 167, 168.
Conirostridae 235, 236, 239.
Conocoryphe, blind 118.
— Sulzeri 122, 123.
Conocoryphinae 122.
Conodonta 96.
Conus, Färbung erhalten 10.
— Resorption der Schale 176.
Copelata, Stellung im System 43.
Copepoda 108.
Copula von Mustelus 339.
Coracoid 330.
Corallium rubrum 87.
Corallum 75.
Corbula, Nahrung von Bulla 182.
Corbuliden, desmodonter Schloßtypus 146.
Cornuspira 48.
— cretacea 48, 50.
Cornutalschild 334.
Corona der Seeigel 259, 299.
Coryphodon hamatus 458.
Coryphodontidae 456, 457.
Cosmoceras bifurcatum 230.
Cosmoceratiden, Verwandtschaft 230.
— Lobenlinie 216.
Costae dorsales 322.
— der rugosen Korallen 76.
— ventrales 322.
Costalia der Crinoideen 269, 273.
Costalplatten der Schildkröten 376.
Costalscutum 376.
Costata 281.
Cothurnocystidae 293.
Cothurnocystis, 258, 261, 293, 294.
— Elizae 294.
Cotylosaurier 357, 360, 363, 367, 369 bis 372, 384, 387.
— Phalangenzahlen 376.
— Schädelbau 369.
— Verwandtschaft mit den Stegocephalen 363, 369.
— Wirbelbau 369.
Crania 252.
Cranidium 112.
Craniiden, Schalenform 248.
Cranium 324.
Crassostrea crassissima 167, 168.
— Steinmanni, zwei Schließmuskeln 157.
— virginica 167.
Craticularia parallela 66.
— stellitexta 66.
Craticulariidae 66.
Crevette 111.
Cricotus, Wirbelbau 320.
Crinoidea 255—282.
— camerata 273.
— geologische Verbreitung 274, 275.
— Kalzitrhomboëder im Skelett 312.
— Lage von Mund und After 260.
— Lebensweise 268, 269, 270, 271, 272, 278, 279, 280, 281.
— mit parasitischen Myzostomiden 97, 265.
— mit schmarotzenden Gastropoden 184.
— Nahrungsweise 272.
— Phylogenie 273, 274.
— Skelettbau 263.
— Steinkanal fehlt 259.
— Stiel, von einem Productus umklammert 246, 247.
— Tentakel 258, 259.
— Systematik 255, 272, 273, 274.
Crinoidenkalke 271.
Crioceras bifurcatum 208.
Crioceras 209, 230.
Crista der Nashornmolaren 425, 468.
Cristellaria 50, 52.
— cassis 51.
Crochet der Nashornmolaren 425, 468.
Crocodilia 393—395.
Crocodilidae 395.
Crocodilus 393, 395.
— porosus 393.
Cromyocrinus simplex 184.
Crossopterygier 328, 329, 346—351, 353, 357.
— Ahnen der Dipneusten 328, 351.
— Bauchflossenstellung 346.
— Schädelbau 328, 329.
— Terminalflosse 346, 348.
— Verwandtschaft mit den Stegocephalen 357.
Crura der Brachiopoden 249.
Crustacea 102—124.
— Stellung im System 43.

Crustaceen, blinde 116, 118.
— Lebensweise 103.
cryptodonter Schloßtypus der Bivalven 157.
Cryptodira 377, 379, 380.
Cryptostomata 243.
Cryptozonia 296, 297.
Ctenobranchier, geologisches Alter 182.
Ctenobranchina 184, 185.
Ctenodus, Schädelbau 329.
Ctenoidei, Beschuppung 348.
Ctenoidschuppen 338.
Ctenophora, Stellung im System 43.
Ctenophoren, Mundbildung 39.
Ctenosaurus 374.
Ctenostomata 243.
Ctenozoa, Stellung im System 43.
Cuboideum 330.
Cubomedusae 73.
Culcita, Körperform 256.
Culmicrinus 263.
Cuneiformia 330.
Cupressocrinidae 280.
Cupressocrinus abbreviatus 268, 269, 280.
Cuspiteuthis 205.
— acuarius 237, 238.
Cuticula der Arthropoden 102.
— — Bivalvenschale 148.
— der Bryozoen 242.
Cyamodus tarnowitzensis 390, 391.
Cyathidium holopus 268, 269, 280.
Cyathophyllidae 82.
Cyathophyllum anticostiense 76.
— caespitosum 80, 82.
— ceratites 80, 82, 83.
— helianthoides 81.
— hexagonum 82.
— Kolonienbildung 77.
Cyclobranchier 182.
Cyclocarcinus 110.
Cycloidei, Beschuppung 347.
Cycloidschuppen 338.
Cyclolina cretacea 51.
Cyclolites 77.
— Standortsformen 79, 84, 85.
— undulata 84.
Cycloseris patera 77.
Cyclosphaeroma trilobatum 109.
Cyclostomata (Bryozoa) 243.
— (Vertebrata), Stellung im System 43.
Cyclostomen 331.
Cynognathus crateronitus 381.
Cynopithecidae 475.
Cypraea, Färbung fossiler Gehäuse 10.
— involutes Gehäuse 172.
— Lebensweise 196.
— Resorption der Schale 176.
Cypraeiden 175.
Cypriden 106.
Cypridina Koninckiana 106.
Cyprina islandica 164.
Cyrtia, sessile Lebensweise 155.
Cyrtina, sessile Lebensweise 155.
Cyrtoceras 193, 197, 200, 201, 205.
— makrophag 195.
— Sipho 198.
Cyrtoceratidae 205.
Cyrtocerina 203.
Cysten, durch Myzostomiden hervorgerufen 97.
Cystoblastidae 286.
Cystoblastus Leuchtenbergi 286, 287.
Cystocidaroidea 309.
Cystoidea 255—258, 261, 262, 282—291.
— Lage von Mund und After 260.
Cystosira 55.
Cystosoma Neptuni 119.
Cytherella 106.
Cytoidea, Stellung im System 43.
Cytomorpha, System 43.
Cytopyge 36.
Cytostom 36.
Cytozoa, System 43.

D.

Dachblatt der Fusulinen 57.
Dachgitter der Fusulinen 57.
Dachsteinbivalve 164.
Dachsteinkalk, Riffkorallen 86.
Dactyloporen 70.
Dalmania 113, 114, 124.
— Hausmanni 113.
— socialis 124.
Dalmanites 99.
Danien 27.
Daonella 169.
Dapedius politus 355.
Daphniden 104, 105.
Darm, spirale Drehung bei den Crinoideen 260.
Darmbein 330.
Darmleibeshöhlensystem 39.
Dasyuridae 435.
Daumen, eine Neuerwerbung der Reptilien 361.
Decapoda 102, 110, 187, 188, 232, 239.
Dechenella 121.
Deckel der Gastropoden 173, 174.
Deckknochen 317.
— fehlen den Haien 338.
Deckplatten der Blastoideen 289.
Deckschichte der Korallen 76.
Degeneration der Organe 23.
Delphon 119, 124.
— Forbesi 124.
Dekapoden, Zahl der Fangarme 232, 239.
Delphin 444, 445.
— Anpassungstypus 387.
— Gebiß homodont 422.
— Halswirbel sehr kurz 428.
— Konvergenz mit Ichthyosauriern 385.
— Lage der Nasenlöcher 427.
— Nasenbeine rudimentär 427.
— Sacrum verloren 428.
— Zähne einwurzelig 429.
— Zähne vermehrt 429.
Delphinoceti 444.
Delphinognathus conocephalus 382, 383.
Deltarium 251.
Delthyrium 250.
Deltidium 251.

Deltoidea der Blastoideen 289.
Dendrocystidae 293.
Dendrocystites 293.
— scoticus 294.
Dendrograptidae 94.
Dendroidea 92, 93, 94.
Dendrophyllia 79.
Dentale 328, 360.
Dentalina 48.
— elegans 49.
Dentalium entale 140, 141.
Dentin 316, 331.
— der Acanthodierschuppen 344.
Dentitionen, Zahl derselben bei den Säugetieren 426, 427.
Dermochelys coriacea 380.
Dermosupraoccipitale 360.
Desmodonte Muscheln, zuerst im Silur 158.
Desmodonter Schloßtypus der Bivalven 146.
Desmostylidae 434.
Desmostylus 431, 432, 433, 434.
Deuterostomia, Stellung im System 41, 42, 43.
Devonformation 28.
Diadectes phaseolinus 370, 371.
Diadectidae 371.
Diadematoidea, Abstammung von den Cidaroidea 310.
— Aufenthaltsorte 308, 310.
— hohle Giftstacheln 309.
— Stachelform 307.
Diademodon Browni 382.
Diapophyse 322, 365.
Diatomeen als Nahrung von Yoldia 149.
Diatryma filifera 418.
— Steini 417.
Diatrymae 418.
Dibranchiale 269, Fig. 393.
Dibranchiata (Cephalopoda) 187, 188, 189, 195, 231—240.
— — Aufenthaltsort 234, 236, 238.
— — Bewegungsart 233, 234.
— — blinde 118, 234.
— — Flossen 138.
— — innere Schale 137, 179.
— — Lokomotion 218.
— — Nahrungsweise 194.
— — Schnabel 218.
— — Stielaugen 116, 117, 118.
— (zweikiemige Muscheln) 157.
Dicellocephalidae 121, 122.
Diceras 159, 165.
Diceraten 161, 165.
Dichobunidae 453.
Dichocrinus 269.
Dichograptus octobranchiatus 93, 94, 95.
Dichoporita 283, 285—288.
Dichoporus 283.
Dicosmos, Färbung fossiler Gehäuse 10.
Dictyochidae 42, 44.
Dictyonema flabelliforme 93, 94.
Dictyonina 66, 67.
Dictyospongidae 66.
Dicyclina 266, 273, 276.
Dicynodon 383.
Dicynodontia 383.
Didelphyidae 435.
Didelphys 435.
Digitigrade Säugetiere 429, 459, 467, 468.
Digitigradie 429.
Diluvium 27.
Dimetrodon 372, 373, 374.
— gigas 373.
— incisivus 373.
Dimorphina 52.
Dimorphismus bei Federkorallen 87.
— der Foraminiferen 54.
Dimyaria 143, 145, 156, 157.
Dimyarier, Mantellinie 145.
Dinichthys 337.
Dinocephalia 383.
Dinoceratidae 457.
Dinornis maximus 419.
Dinornithidae 419.
Dinosaurier 398, 399, 414, 416.
— Abstammung 398.
— Ähnlichkeiten mit den Vögeln 398, 399.
— Eier 402.
— „Mumien“ 10, 407.
— Reduktion der Finger 398.
— Wirbelform 402, 404.
Dinotheriidae 460, 462, 463.
Dinotherium giganteum 462, 463.
— Jochzähne 425.
Dionide, blind 118.
Dipeltis 104, 105.
Diphyodontie 426.
Dipleuridia, allgemeine Kennzeichen 39, 41, 42.
— Stellung im System 43.
Dipleurula 41, 42.
Diplobune 453.
Diplocaulus magnicornis 364, 365.
Diploconus belemnitoides 240, 241.
Diploctenium 86.
Diplodocus Carnegiei 404, 405.
Diplograptidae 95.
Diplograptus 92—95.
— pristis 92, 93, 94, 95.
— teretiusculus 95.
Diplopoda 133.
Diploporen der Cystoideen 282.
Diploporita 282, 284, 285.
Dipneusten 329, 331, 335, 340, 341, 347 bis 349, 351—353.
— Abstammung 352
— Autostylie 335, 340.
— Chorda dorsalis vorhanden 318.
— Gliedmaßenfunktion 335, 341.
— Konvergenzen mit Arthrodiren 335, 351.
— Schädelbau 329.
— Terminalflosse 352, 353.
Dipnoi s. Dipneusten.
Diprotodon australis 435, 436.
Diprotodontier 435.
Dipterus macropterus 352, 353.
— Schädelbau 329.
— Valenciennesi 352, 353.

Dipus, Bipedie 401.
Discina 247, 252.
— Schalenstruktur 247.
Discoceras antiquissimum, Abwerfen der Gaskammern 198, 199, 205.
Discomedusae 73.
Discus 93.
Dissepimente 75.
Dissorophidae 364.
Distichalia der Crinoideen 264.
Divaricatoren der Brachiopoden 245.
Dizygocrinus facetus 277.
— Montgomeryensis 277.
Dizyklische Kelchbasis 266, 273.
Djelleh 353.
Doedicurus clavicaudatus 447.
Dogger 27.
Doggerbank, sekundäre Lagerstätte fossiler Tierreste 13.
Dolichosauria 409.
Dolichosoma longissimum 365, 366.
Doliiden, Faltenbildung 175.
— Nahrungsweise 182.
Dolium galea 177.
Dollosches Irreversibilitätsgesetz 20, 21, 276.
Dolomit, Entstehung aus Korallenskeletten 74.
Donax, von Natica verfolgt 153.
Doppelporen der Cystoideen 282.
Doppelwirbel 320, 358, 359.
Dornfortsatz 319.
Dornfortsätze, extrem verlängert 373, 374, 404.
Dorsale Arcualia 319.
Dorsalis 348.
Dorsalkapsel des Seelilienkelches 266.
Dorsalrippen 319, 322.
Dorsalschild von Pteraspis 334.
Drachenfliegertypus 395, 397.
Drachensagen, Entstehung 32.
Drehgelenke der Carpoideenstiele 292.
Dreiachser (Spongien) 62, 65, 66, 67.
Dreissensia, bankbildend 152.
— Byssus 142.
— polymorpha, Wanderungen 151.
Dreissensidae 167.
Dreissensiomya 167.
Drepanaspidae 291, 333. 334.
Drepanaspis gemündenensis 333, 334.
— Konvergenz mit Carpoideen 258, 262, 291.
Dromasauria 383.
Dromatherium 420.
Dromia 110.
Drüsensäcke der Bivalven 142.
Dryopithecus Darwini 474.
— Fontani 474.
— germanicus 474.
Dünenbildungen, Fossileinschlüsse 15.
Dugong (Halicore) 450, 464.
— Nasenbeine fehlen 427.
— Zähne sekundär vereinfacht 429.
Dura mater 326.
Durchscheuerung von Bivalvenschalen 151, 152.
Durophage Nahrungsweise 340.
— bei Arthrodiren 336.
— bei Plagiostomen 153, 342.
— bei Reptilien 153.
Dyrosaurus, auf sekundärer Lagerstätte gefunden 13.
Dysodonter Schloßtypus der Bivalven 145.
Dysphotische Meereszone, Anpassungen an dieselbe 118.

E.

Ecardines 250, 252, 254.
— Stielöffnungen 250.
Echidna 430.
Echinocardium 312.
— cordatum 305, 308.
Echinocaris socialis 108, 109.
Echinocorys ovata 313.
Echinocyamus pusillus 307.
Echinodermata, System 43, 255.
Echinodermen, Ambulakralsystem 258, 259.
— Hauptnahrung einzelner Schneckenarten 182.
— Hautskelett 255.
— Kalzitrhomboëder im Skelett 255, 312.
— Körperform 256.
— Lage des Afters 257.
— Lebensweise 256, 257, 258, 260, 261.
— Mund 259.
— Stämme derselben 255.
— Symmetrieebenen 257, 262.
— von schmarotzenden Gastropoden besiedelt 184.
Echinoencrinus Senckenbergi 287.
Echinoidea 255, 256, 257, 261, 299—314.
— System 43, 255, 309—312,
Echinosphaera aurantium 286, 288.
Echinosphaeridae 288.
Echinosphaeritenkalk 288.
Echinothuriden, Giftstacheln 309.
Echinozoa 299—314, s. auch Seeigel.
— Abstammung 294.
— Ambulakralsystem 300.
— Ontogenie 309.
— regularia 256, 257, 259.
— System 43, 255, 309—312.
— Vektakel 259.
— geologische Bedeutung 312—314.
Echinus 300.
Echiuroidea 43.
Eckzähne 422.
Ectocochlia 187—231.
Ectoprocta 242.
Ectoturbinalia 326.
Edaphosauridae 373, 404.
Edaphosaurus cruciger 374.
Edelkoralle 87.
Edelopal als Versteinerungsmittel 8, 9.
Edentata 452.
Edestidae 342, 343.
Edestus crenulatus 342, 343.
Edrioaster Bigsbyi 294.
Edrioasteroidea 294.

Edriocrinus 272.
Egel 96, 102.
Eidechsen, s. Lacertilier.
Eidechse, im Bernstein gefunden 5.
Eier, Fossilisation 2.
— fossiler Chimaeriden 344.
— vorzeitlicher Tiere 13, 344, 401, 419.
— von Dinosauriern 402.
Eifelstufe 28.
Einachser (Spongien) 62, 65.
Eingeweidesack der Gastropoden 170.
— — Mollusken 138.
Einhornsagen, Entstehung 32.
Einrollungsvermögen der Trilobiten 119.
Einsiedlerkrebse, Symbiose mit Hydractinien 71, 72.
Einzelkorallen 74, 76, 77, 78, 79, 81, 82, 83, 84, 85.
— Konvergenzen mit Cirripediern 107, 155.
— Larven mit Schwimmvermögen 76.
Einzelvorkommen fossiler Reste 14.
Eisenoxyd als Versteinerungsmittel 8.
Eisenoxydhydrat als Versteinerungsmittel 64.
Eisenvitriol als Zersetzungsprodukt verkiester Versteinerungen 9.
Eiszeit 27.
— permische, Einfluß auf die Tierwelt 83.
Ektoderm 37.
Ektoloph 425.
Ektomesoderm 39.
Elasmobranchier, Rippen 319, 322.
— Flossenskelett 331.
— nicht die Ahnen der Knochenfische 331, 338.
Elasmobranchii 337—344.
Elasmosaurus 390.
Eldonia Ludwigi 256, 315.
Elefant Ahnenreihe 22.
— digitigrad 429.
— Gebißreduktion 460, 461.
— Größenverhältnis von Hand und Fuß 457.
— Ilium 429.
— Jochzähne 425.
— Pulpa der Inzisiven offenbleibend 429.
— Schädelprofil 428.
— Stirnbeine mit Luftzellen 427.
— Unterdrückung des Ersatzgebisses 429.
— Zahnersatz 460.
Elefantenzähne (Dentalium) 140, 141.
Elephantidae 463.
Elephas 460, 462, 463.
— meridionalis, Molar 423.
— primigenius 460, 462, 463.
Eleutherocrinidae 291.
Eleutherocrinus, stiellos 283, 288, 291.
— Cassedayi 290.
Elginia mirabilis 372.
Elginiidae 372.
Elle 330.
Ellipsactinia ellipsoidea 71.
Elopteryx Nopcsai 418.
Elotheriidae 453.
Email 331.
Embioiden 135.
Embolomerer Wirbeltypus 319, 320, 358, 359.
Embrithopoda 458, 459.
Embryologie 19.
Embryonalblase des Belemnitenrostrums 234, 235, 236.
Embryonalschale des Nautilus 191.
Embryonalwindungen der Gastropoden 171.
Embryonalzelle der Graptolithen 91.
Embryonen der Foraminiferen 53.
— vorzeitlicher Tiere 13.
Emydinen 379.
Encrinidae 279.
Encrinitenkalk 271, 279.
Encrinuridae 121.
Encrinurus 119.
Encrinus liliiformis 279.
— mit parasitischen Anneliden 97.
Enddarm 40.
Endflosse der Fische 348.
Endoceras 202.
— duplex 203.
— Gaskammern 197.
— Konvergenz mit Orthoceras 201.
— Sipho 197—201.
Endocochlia 187, 188, 203, 231—240.
Endopodit 104, 116.
Endosipho 199.
Endoturbinalia 326.
Engenoceratiden, sekundäre Vereinfachung der Lobenlinie 216, 230.
Ennea Möllendorffi 174.
— Trockenschutz 175.
Ensigervilleia silicea 156.
Ensis directus, grabende Lebensweise 149.
— parallele Anpassungen 156.
— Schalenform 150.
Entelonychia 465, 466.
Enteropneusta, Stellung im System 43, 101.
Entoconid 426.
Entoderm 37, 38.
— der Spongiozoa 60.
Entomesoderm 39.
Entomostraca 102, 104.
Entoplastron 376.
Entoprocta, Stellung im System 43.
Entstehung der Arten 19.
Entwicklungsstufen 21.
Entwicklungstempo 24.
Entwicklungsabschluß 23.
Entwicklung, stammesgeschichtliche, nicht umkehrbar 276.
Entwicklungszustände 23.
Eoanthropus Dawsoni 475.
Eobalanus 108.
Eobasileus 458.
Eocrinidae 275.
Eocrinoidea 274, 275, 286.
Eohippus pernix 468.
Eophiura 299.
Eoplacophora 140.
Eosiren 464.

Eotherium 463, 464.
Eozän 27.
Ephemeroidea 135.
Ephyropsites jurassicus 73.
Epibasalia 277.
Epibranchiale (bei Trimerorhachis) 363.
Epidermis der Bivalvenschale 148.
— — Schneckenschale 170.
Epigaulus Hatcheri 448.
Epihyale 316, 327.
Epiphysen der Wirbelkörper 324.
Epiplastron 376.
Epipodit 104.
Epipterygoid 410, 411, 412.
Epistropheus 323.
Epithek der Korallen 76.
Eplacentalia 430—436.
Epochen der Erdgeschichte 27.
Equidae 450, 467, 468.
Equiden, Stammesreihe 468.
Equus Abeli 469.
— caballus, Molar 423.
— Gehörregion 327.
Erdferkel 452.
Erdwachssümpfe, Fossilisationsvorgänge 4.
Eremopezus 418.
Erettopterus 130, 132.
Erhaltungszustand der fossilen Muscheln 159, 160.
Erinaceidae 437.
Errantia 96, 97.
Ersatzgebiß 426, 429.
Eryon arctiformis 110, 111.
Eryops megacephalus 361.
Estheria minuta 105, 106.
Estonocystidae 284.
Ethmoideum 325, 326.
Ethmoturbinalia 316, 326.
Euartiodactyla 453.
Eucalodien 174.
Eucladia Woodwardi 298.
Eucreodi 440, 452.
Eucystis 285.
Eudiocrinus, Tiefseeform 270.
Eugeniacrinites caryophyllatus 268, 279.
Eugereon Boekingi 136.
Eulimiden 184.
Eunice viridis 97.
Eunicites Reidiae 97.
Eunotosaurus africanus 376, 377.
Euomphalidae 183.
— Verschluß der ältesten Schalenteile 175.
Euomphalus 182, 183.
— circinalis 183.
— Goldfussi 183.
— laevis 183.
Eupagurus varians 72.
Euparkeria capensis 392, 393.
Euphotische Zone, Anpassungen an dieselbe 118.
Eupsammiidae 86.
Eurypterus Fischeri 130, 131.
Eurypterygius 386.
Eurytherme Organismen 78.
Euryzygoma dunense 436.
Eusarcus scorpionis 130, 131.
Eutaxicladina 67.
Euthecalia 75.
Euthycarcinus 108.
Exkremente fossiler Tiere 8, 13, 101.
Exoccipitale 316, 324, 360.
— der Teleostomen 329.
Exogastrische Einrollung der Nautilusschale 190.
Exogyra columba 166, 167.
— Couloni 166, 167.
— Fossilisation 159.
Exopodit 104, 116.
Externlobus der Ammonitenschale 214.
— — Nautilusschale 204.
Externsattel der Ammoniten-Lobenlinie 214.
— — Nautilusschale 203.
Extrasiphonata 220.

F.

Fadenbüschel der Lamellibranchiaten 142.
Fährten fossiler Tiere 6, 7, 13.
Färbung der fossilen Reste 10, 11.
— fossiler Muschelschalen 149, 150.
Falsche Mauer der Korallen 75.
Faltenschnecken 175.
Falx 326.
Fangarme der Korallen 74.
Fanggebiß der Ichthyosaurier 386.
— — Elasmobranchier 340.
— — Zahnwale 422.
Farnfiedern, Ähnlichkeit mit den Flügeln von Archimylacris 135.
Fasciolen der Seeigel 305.
Faserschalen der Brachiopoden 247.
Faulen tierischer Substanzen 1, 2, 6.
Faultier 427.
— Zahnschmelz verloren 429.
Favosites favosus 89.
Fazettenaugen der Trilobiten 115, 116, 117, 118.
Federkorallen 87.
Federn, fossile 418, 419.
Feilenmuschel, Nestbau 150, 151.
Felidae 441.
Felinae 441.
Felis domestica, Schädelbau 324—328.
Felsinotherium 425, 464.
Femoralscutum 376.
Femur 330.
Fenestella cribrosa 243.
— elegans 243.
Fenestra basitemporalis 364.
— palatinalis 364.
— posttemporalis 408.
— praeorbitalis 391, 393.
— temporalis, sekundär verschlossen 363, 408.
Festland, Erhaltungsmöglichkeiten für Tierleichen 2.
Feuerkoralle 84.
Feuersteine, organischer Herkunft 59.

Fibula 330, 422.
Fibulare 330.
Fiederstellung der Septen bei Rugosen 81.
Figurensteine 32.
Finger der Cladocrinoidea 273.
Fingerknöchel 330.
Fingertier 473.
Fingervermehrung 385.
Fi. wal, Kronenfortsatz rudimentär 428.
— Mastoideum lang 428.
Fische 332—356.
— Konvergenz mit Ichthyosauriern 385.
— blinde 118.
— in den Plattenkalken Bayerns 15.
— in Steinkohle verwandelt 8.
— Muschelfresser 153.
— Schuppen 338, 347, 348.
— vergleichende Osteologie 317.
Fischmolche 357.
Fissipedia 439.
Fissurella, Schalenschlitz 173.
Fistulata 277, 278, 280.
Flabelliferen 109.
Flabellum rubrum 76, 85, 86.
Flachboottypus 387.
Flagellata, System 43.
Flamingos 418.
Flanke der Ammonitenschale 214.
Flaschenform der Foraminiferenschalen 48.
Fledermäuse 427, 438.
Floscelle der Seeigel 303, 313.
Flossen der Dibranchiaten 138.
— der Haifische, ursprüngliche Funktion 341.
— Form und Bau 16.
— sekundärer Verlust derselben 233, 347.
Flossenfüßer 180, 182, 186.
Flossenfunktion der Dipneusten 335.
Flossenskelett der Fische, vergleichende Anatomie 317, 350.
Flügel der Flugsaurier, Bau 395—397.
— — Muschelschalen 147.
— — Vögel, Bau 402, 414, 418, 419.
Flügelgeäder der Insekten 103, 134—137.
Flügelsepten der Rugosen 80.
Flugbeutler 17.
Flugsaurier 15, 395—398.
— Abstammung 392.
— Wirbelform 369.
Flugvermögen der Vögel, wieder verloren gegangen 417, 418, 419.
Flußdelphine 445.
Flußperlmuschel, Nahrungsweise 149.
Flußpferde (Hippopotamidae) 251, 452, 453, 454.
Flying squid 234.
Foramen der Brachiopoden 251.
— carotidicum 432.
— condyloideum 432.
— entepicondyloideum 429.
— für die Chorda tympani 411.
— für den Nervus opticus Fig. 500.
— — — — trigeminus 328, Fig. 519.
— — — — vagus 328, Fig. 519; 339.
Foramen glossopharyngeum 328, Fig. 519.
— incisivum 325, Fig. 499.
— infraorbitale Fig. 499, Fig. 501.
— ischiadicum 417.
— jugulare 382, Fig. 581.
— lacerum anterius Fig. 501.
— magnum 325, 326, 360, Fig. 499.
— obturatorium 370, 417.
— opticum Fig. 500.
— occipitale 432, 433.
— ovale Fig. 499, Fig. 501.
— palatinum 432.
— parietale 360.
— pterygopalatinum Fig. 581.
— rotundum Fig. 499, Fig. 501.
— squamosale 432, 433.
— stylomastoideum Fig. 501; 432. 433.
— suprasquamosale 432, 433.
— transversum 432.
Foraminifera 45—58.
Foraminiferen, Generationswechsel 53, 54.
— geologische Verbreitung 56, 57.
— Konvergenzen 48, 50, 178.
— Lebensweise 55.
— Schalenformen 47—53.
— Schalensubstanz 45—47.
— Zwischenskelett 46.
Formationen, geologische 27.
Fortpflanzung der Korallen 76.
Fortschrittliche Spezialisation 23.
Fossa glenoidalis Fig. 499.
Fossetten der Nashornmolaren 425.
Fossilisationsprozeß 1—10.
Fossilreste, durch Moränen verschleppt 13.
Fossilwerdung 1.
Fossula der Rugosen 81.
Fovea pro capitulo costae 323, Fig. 496.
— — tuberculo costae 323, Fig. 496.
Fraßspuren vorzeitlicher Tiere 13.
Fregattvogel, Flugweise 397.
Freßplätze vorzeitlicher Tiere 13.
Frittung fossiler Reste 11.
Frösche, älteste Funde 19, 20, 367.
— Bau des Tarsus 415.
— Daumenoriment 361.
— Schädelbau 328.
— Wirbelbau 321.
Frondicularia 52.
Frontale 316, 325, 360.
— der Teleostomen 329.
Frontalsegment des Säugetierschädels 325.
Froschlurche, s. Frösche.
Frostwirkung auf fossile Reste 12.
Fuchs, Tympanicum 428.
Fühler der Arthropoden 103.
Füllhornform der Foraminiferenschalen 50.
Füßchen der Seeigel, Funktion 303.
Füßchenalleen der Asteroidea 295.
Fukoiden 101.
Fungia 76, 77, 79, 84.
Fungidae 84, 85.
Funiculus 93.
Fusiden 175.

Fuß, bei den Austern rudimentär geworden 142.
— der Gastropoden, Funktion 170.
— — Lamellibranchiaten 142.
— — Mollusken 138.
Fußplatte der Korallen 75.
Fußscheibe der Korallen 74.
Fußwurzel 330.
Fusulina 57, 58.
— Kraffti 58.
— vulgaris 58.
Fusulinenkalk 14, 56, 57.
Fusulinidae 57.
Fusuliniden, kurzlebige Typen 57.

G.

Gabelstücke der Blastoideen 288.
Galeopithecidae 437.
Galeopithecus 437.
Galeropygus 311.
Gallenbildungen 133.
Gangesdelphin, blind 445.
— Schnauze sehr lang 427.
Ganoidei 347, 356.
Ganoidschuppen 338, 347.
Ganoin 349.
Garneelen 111.
Gaskammern der Ammonitenschale 212, 213.
— — Nautiloidea 191, 192, 196—201.
— — — Abwerfen derselben 197, 198, 199.
Gasterocoma 260.
Gasterocomidae 260.
Gastornis 418.
Gastralhöhle der Spongiozoa 38, 60.
Gastrocentrophori 366.
Gastrochaena, bohrende Lebensweise 150.
Gastropoda 169—187.
Gastropoden der sarmatischen Stufe, kleine Formen 176.
— Augen 138.
— Körper 169.
— Larvenleben 180.
— Lebensgebiete 139.
— Lebensweise 180—182.
— Schale und Schalenform 137, 170, 172, 174, 176, 177.
— Schalendicke 176.
— Schalensepten 174.
— Schalenskulptur 177.
— Schmarotzer 184.
— sessile Typen 171—173, 178, 180, 186.
— Spindelfalten 175.
— Stammesgeschichte 182.
— Systematik 43, 182.
— Verlust des Gehäuses 178.
Gastroporen 70.
Gastrozentraler Wirbeltypus 319, 321, 358.
Gastrula der Spongiozoa 38, 60.
Gaudryina 47, 49.
— pupoides 48.
Gault 27.
Gaumendach, sekundäres, der Krokodile 393.
— — — Nothosauriden 388.
Gaumengrube 365.
Gaumenschläfengrube 364.
Gavialidae 395.
Gazelle 427.
— Kanonenbein 428.
— Zehenreduktion 428.
Gebirgsdruck, zerstört Fossilreste 11.
Gebiß der Reptilien 361, 368, 369.
— — Säugetiere 361, 368, 422—427, 429.
— — Stegocephalen 361.
— Reduktion 375, 383, 384, 386, 397, 417, 433, 434, 444, 463.
Gebißformel der ältesten Ungulaten 449.
Gegenseptum der Rugosen 80.
Gehäuseformen der Seeigel 256.
Gehirn, Beziehungen zum Rückenmark 318.
— geringe Größe bei den Amblypoden 457.
Gehörknochen 327.
Geißelinfusorien 42.
Geißelskorpione 124, 132.
Geißelsporen, bei Foraminiferen 53, 54.
Geißeltiere 43.
Generatio aequivoca 32.
Generationswechsel der Foraminiferen 53, 54.
— — Hydrozoen 69.
— — Korallen 76, 77, 85, 86.
Genitalorgane der Seesterne 296.
Genitalplatten der Seeigel 301.
Genitalporus der Cystoideen 285, Fig. 425.
Geocoma carinata 298.
Geologische Verbreitung der Bivalven 160—164.
— — — Brachiopoden 254—255.
— — — Foraminiferen 56, 57.
— — — Gastropoden 182, 183.
— — — Madreporaria 78, 79.
— — — Nautiloidea 202.
— — — Pelmatozoen 274, 275.
Geologisches Alter der fossilen Reste 19.
Geosauridae 393, 394, 395.
Geosaurus suevicus 394, 395.
Gephyroceras, Lobenlinie 215.
Gervilleia 167.
— ensiformis 156.
— glaciana 156.
— Ligamentgruben 145.
— silicea 156.
— solenoides 156.
Geschichte der Paläozoologie 31.
Geschlechtspolypen der Graptolithen 93.
Gesichtsknochen 324.
Gewebsbildungen 36.
Gewebszysten bei fossilen Seelilien 97, 265.
Geweihe 450.
Gewinde der Schneckenschalen 172.
Gibbon 427, 474.
Giftstacheln bei Seeigeln 309.
Giftwirkung der Pedicellarien 308.

Gigantensagen, Entstehung 31.
Gigantostraken 102, 127—132.
Giraffe, Halswirbel 428.
— Schädelprotuberanzen 427.
Giraffidae 456.
Giraffinae 456.
Gitonia sipho 99.
Gitterkugeltypus der Radiolarien 59.
Glabella 112.
Glabellarwülste 114.
Gladius der Endocochlia 233.
Glasschwamm 63.
Glaucus, Lebensweise 181.
Glaukonitsande, fossile Foraminiferen 57.
Gleichklappige Muscheln 146.
Gliederfüßer, Stellung im System 43.
Gliederwürmer 96—102.
— Stellung im System 43.
Gliedmaßenskelett der Tetrapoden, Ableitung 317.
Globigerina bulloides 49.
— gestachelte Schale 46, 49.
— Schalenform 48, 55.
Globigerinenschlamm 56.
Globiocephalus, Phalangen vermehrt 428.
Glossoceras 195, 196.
Glyptocystites 287.
Glyptodon clavipes 446.
— Wirbelverwachsungen 428.
Glyptodontidae 375 447.
Glyptosphaera Leuchtenbergi 282, 285.
Glyptosphaeridae 284.
Glyptostoma Newberryanum 174.
Goldmulle 437.
Gomphoceras 195, 205.
— bohemicum 196, 206.
Gomphoceratidae 205.
Gonangien 94.
Goniatiten, asellat 216.
— glatte Schale 210.
— intrasiphonat 222, 223.
— latisellat 217.
— Lobenlinie 212, 222.
— Systematik 220, 221.
— Verwandtschaft mit Nautiloideen 223.
Goniatitenstufe 215.
Goniatitidae 222, 223.
Goniograptus Thureaui 93.
Goniophyllum 83.
Gonoporus der Callocystiden 288, Fig. 431.
Gorgonia 87.
Gosauschichten, Korallenvorkommen 14.
Gothlandien 28.
Grabende Bivalven 141, 142, 145, 149, 151, 153, 154, 157, 158, 167.
— Schnecken 173.
Grabfüßer 140, 141.
Grabkrallen der Ancylopoden 471.
Grabstachel von Sepia Orbignyana 237.
Grabwerkzeug von Natica 170.
Graeophonus anglicus 132.
Graphularia 87.
Graptolithen, Fossilisation 8.
Graptolithida 90—95.
— Stellung im System 43.
Graswurzeln, zerstören Fossilreste 11.
Gravigradidae 445—447.
Greifscheren der Crustaceen 104.
— — Skorpione 129.
Greifzähne der Säugetiere 422.
Greifzangenklettern 414.
Griffithides 122.
Grimalditeuthis 232.
Griphopithecus 474.
Grönlandwal, planktonophag 427.
— Rippen 428.
Großkolonien bei den Graptolithen 92, 93, 94, 95.
Großsipho 198, 199, 200.
Großzehe, Reduktion 414, 415.
Gryphaea arcuata 166, 167.
— Fossilisation 159.
Gümbelia Lucasana 54.
— perforata 54.
Gümbelit 90.
Gürteltiere 375, 444—447.
— Zahnschmelz verloren 429.
Gularscutum 376.
Gymnolaemata 242.
Gymnophiona 356, 357.
Gyroceras 204, 223.
— alatum 193, 194.
Gyrocystidae 292.
Gyrocystis platessa 292.

H.

Haarstern s. Antedon.
Hadentomoidea 135.
Haemalbogen 319.
Haemapophysen 319, 321, 358, 369.
— fehlen den Schlangen 413.
Häufung fossiler Reste 14.
Häutungen der Arthropoden 103.
— — Trilobiten 120.
Haftbänder des Ammonitenkörpers 207.
Haftmuskel des Nautilus 189.
Hafträndер des Amphineurenpanzers 140.
Haftscheibe der Graptolithen 91.
Haifische 337—342.
— Anpassungstypen 337.
— Chordawirbel 317, 338, 339.
— Flossen 317, 331.
— Flossenform 16.
— Rippen 319, 322.
— Spiracula 339.
Haizahnwale 443, 444.
Hakengerüst der Brachiopoden 249.
Halbaffen 438, 472, 473, 474.
— Verlängerung zweier Tarsalknochen 415.
Halbmondzähne 426.
Halicore dugong 464.
— tabernaculi 454.
Halicoridae 463.
Halicorinae 464.
Haliotis 172, 173.
— Schalenschlitz 173.
Halitheriinae 464.
Halitherium Schinzi 463, 464.
Hallstätter Kalke, Erhaltungszustand der Ammoniten 219.

Halobia 169.
Halswirbel 323.
Halysites catenulatus 88, 89.
Halysitidae 88.
Hamites 210.
Hamitoceras 208, 209.
— simplicicostatum 209.
Hammer 327.
Handwurzel 330.
Hapalopteroidea 135.
Haplodonter Zahntypus 423.
Haplophragmium irregulare 47.
Harpedidae 121.
Harpes 113, 114, 115, 117, 118.
— ungula 114.
Harpoceras, Lebensweise 218.
— Lythense 206.
— opalinum 227.
Harpoceratidae 228.
Harriotta 343.
Hatteria 368, 383.
Hauptkeuper 27.
Hauptmuscheln der Nase 326.
Hauptseptum der Rugosen 80.
Hauptwirbel 320.
Hauptzähne des Bivalvenschlosses 145.
Hauskatze, Schädelbau 324—328.
Hausrind, Halswirbel 323.
Haut, bei fossilen Resten erhalten 6, 387.
Hauterivien 27.
Hautfliegen 395.
Hautknochen 317.
Hautrippen 388, 389, 391, 396, 402.
Hautschuppen der Fische 338.
Hautzähne 333.
Haversische Kanäle der Knochen 9.
Helicoceras 208.
Helicopegmater Typus 250.
Helicoprion Bessonowi 342, 343.
Heliolites bohemicus 90.
— interstinctus 90.
Heliolitida 90.
Heliophyllum Halli 82.
Heliopora coerulea 88.
Helioporacea 88.
Helioporidae 88, 90.
Heliozoa 44.
Helix pomatia 174.
Helminthochiton priscus 139.
Helminthomorpha, Stellung im System 43.
Helmtypus der Radiolarien 59.
Hemicidaris 304.
— Lebensweise 307.
Hemipteren 117.
Herbivore Gastropoden 182.
Hercoceras 195.
Hercoglossa Tuomeyi 202.
Herrentiere 472—476.
Herzigel 305, 308, 312.
Hesperornis regalis 416, 418.
Hesperornithiformes 418.
Heterastridium monticularium 71.
Heterocentrotus mammillatus 304, 305. 306.
Heteroceras 208, 218, 226.
Heteroceras. Lebensweise 218.
— polyplocum 209.
— Reussianum 226.
Heterocerke Terminalflosse 349.
Heterocoela 63, 64, 65, 68.
Heterodonta, zuerst im Silur 161.
Heterodontie 422.
Heterodonter Schloßtypus der Bivalven 145, 158.
Heterodontus 338.
Heterogene Organe 17.
Heterometabolie 135.
Heteromyarier 143, 157.
Heterostegina costata 45, 50.
Heterostrea 157, 166, 167.
— zwei Schließmuskeln 157.
Heuschreckenkrebs 111.
Hexacoralla 81.
Hexocrinidae 269.
Hexactinellida 62, 63, 65.
Hexactiniaria 80.
Hexakorallen 79, 81, 87.
Hexameroceras 194, 196.
— osiliense 196, 205.
Hexapoda 187, 188, 189, 203, 232, 233.
Hibolites 235, 238.
— subfusiformis 239.
— Wechsel der Lebensweise 238.
Hicanodonta 447.
Hicetus innexus 89.
Hierlatzkalke, Brachiopoden 255.
Hieroglyphen 7, 101.
Hilfsloben der Ammoniten 214.
Hils 27.
Hinterbeine der Wirbeltiere 330.
Hinterextremität 330.
Hinterhauptshöcker 360.
Hinterjoch 425.
Hinterkiemer 180, 182.
Hipparion mediterraneum 469.
— minus 470.
— Whitheyi 468.
Hippidium 470.
Hippopotamidae 453. 454.
Hippuriten, Ähnlichkeit mit Richthofenia 155.
— Klappen nicht durch Scharniergelenke verbunden 143.
— Konvergenzen mit Cirripediern 107.
— — mit rugosen Einzelkorallen 82.
— Riffe 152.
— Formenunterschiede beider Klappen 147.
— mit der rechten Klappe festgewachsen 147, 149, 155.
— Querböden in der Schale 149.
Hippurites gosaviensis 148.
— radiosus 165.
Hirnrinde, harte 326.
Hirsche (Cervidae) 456.
Hirsch, Geweih 427.
— Fingergelenke mit Laufkielen 428.
— Fibula, rudimentär 428.
— Kanonenbein 428.
Hirudineen 96, 102.
— Stellung im System 43.

Hochseeschildkröten 379.
Hochseetiere, in den Plattenkalken Bayerns 15.
Höcker der Säugetierzähne 424—426.
Höhe der Muschelschalen 143.
Höhlenbär 440, 442.
Höhlenhyäne, Wirbelbau 323.
Höhlen, Fossilisationsvorgänge 4.
Hörkapsel (Haifisch) 339.
Hohlhornträger 456.
Hohlstacheln bei Brachiopoden 246, 247.
Holectypus orificatus 311. 312.
Holmia Kjerulfi 122.
Holocephalen 337, 340, 342, 343, 344.
— Autostylie 342.
— Chorda dorsalis vorhanden und persistent 318.
— Lebensweise 342.
Holometabolie 135.
Holopodidae 280.
Holoptychius, Bauchflossenstellung 346.
— Zahnbau 350.
Holopus, Seichtwasserform 268, 270, 280.
Holostome Gastropoden 173.
Holothurien, Symmetrieverhältnisse 259.
— Lage von Mund und After 260.
Holothuriidae 315.
Holothuroidea 255—258, 261, 314—315.
Holozän 27.
Homalodontotherium Segoviae 466.
Homalonotidae 121.
Hominidae 472, 475, 476.
Homo Neandertalensis 475, 476.
Homocerke Terminalflosse 349.
Homocoela 65.
Homodontie 422.
Homodyname Funktion der Organe 17.
Homologe Organe 17.
Homomyarier 156.
Homunculus patagonicus 474.
Hoplites dentatus 230.
— lautus 230.
— Wohnkammerlänge 220.
Hoplitiden, Verwandtschaft 230.
— Lobenlinie 216.
Hornkoralle 87.
Hornschale der Brachiopoden 247.
Hornschilder der Schildkröten 376.
Hornschwämme 62, 63, 66.
Hornskelett der Antipatharia 73.
Hornsteine, organischer Herkunft 59.
Hornsteinknollen, Entstehung 64.
Hornzähne des Schnabeltieres 433, 434.
Hüftloch 370.
Hühner 419.
Huftiere 448—471.
— Bewegungsebenen der Gliedmaßen 421.
— Gebiß 424, 425, 426.
— opisthocoele Halswirbel 369.
Humerus 330.
— bei Hesperornis verkümmert 418.
Hummer, Muschelfresser 153.
Hunde 441.
— mit den Robben verwandt 442.
— Schädelbau 324.
Hyaemoschus 455.
Hyaena spelaea, Wirbel 323.
Hyaenen 439, 441, 442.
Hyaenidae 441, 442.
Hyaenodon 439, 441.
Hyaenodontidae 439, 440, 441.
Hybodus Hauffianus 338, 342.
Hydnoceras tuberosum 66.
Hydractinia cornuta 71, 72.
Hydrarier 71.
Hydrocoel 41.
Hydrocorallinen 71, 72.
Hydroidpolypen 241.
Hydrophoren der Cystoideen 283.
Hydrophorida, Arme 283.
Hydroporus 262, 267.
— der Callocystiden Fig. 431.
— — Cystoideen Fig. 425.
Hydrospiren der Blastoideen 289.
— — Cystoideen 283.
Hydrozoa 69—72, 242.
Hydrozoen, Arbeitsteilung 69, 70.
— Mundbildung 39.
— Stellung im System 43.
Hylonomus, Wirbelbau 321.
Hymenocaris vermicauda 108, 109.
Hyocrinites 281.
Hyoid (bei Trimerorhachis) 363.
Hyoid von Mustelus 339.
Hyoidbogen 324, 327.
Hyomandibulare 338, 339, 340.
Hyoplastron 376.
Hyostylie des Unterkiefers 340.
Hypantrum 324, 366.
Hypapophyse 324.
Hypapophysen der Ophidier 413.
Hypertragulidae 455.
Hypertrophie 23.
Hypocentren der Reptilienwirbel 369.
Hypocentrum 319—321, 358, 369.
Hypocon 424.
Hypoconid 426.
Hypoconifera 453.
Hypoconulid 426.
Hypocrinidae 260.
Hypocrinus 260.
Hypohippus equinus 468.
Hypoplastron 376.
Hyposphen 324, 366.
Hypostom der Trilobiten 112, 115.
Hypostyl 468.
Hypsilophodon Foxi 398, 399.
Hypsodontie 423, 449.
Hyracoidea 448, 450, 457.
Hyracotherium 469.
— leporinum, Molarentypus 424, 425, 469.

I.

Ichthyophage Nahrungsweise 386, 427.
Ichthyornis 418.
Ichthyosaurier 384—387, 390, 394, 412.
— Erhaltungszustand 6.
— Flossenform 16.
— Konvergenzen 53, 385, 387.

Ichthyosaurier, Verschiebung der Nasenlöcher nach hinten 386.
— Zeit ihres Aussterbens 387.
Ichthyosaurus 386.
Ichthyotomi 337, 341.
Idiosepiidae, Gladius fehlt 233.
Igel 437.
Iguanidae 372.
Iguanodon bernissartensis 405, 407.
Ilium 330.
Illaenidae 121, 123.
Illaenus 118, 120, 123.
— Katzeri 120.
Ilysiidae 413.
Imperforata 46.
Imperforate Foraminiferen, Nachkommen der perforaten 46.
Incisura spinalis, Fig. 496.
Incus 327.
Indoceras Ismaeli 230, 231.
— Abstammung 230.
— Lebensweise 219.
— sekundäre Vereinfachung der Lobenlinie 216, 219, 231.
Infiltration fossiler Reste 8.
Infrabasalia 266.
Infralateralia Fig. 427.
Infrazygapophysen 324, 365, 366.
Infusorien 60.
Inkrustierung fossiler Reste 9.
Innenhöcker der Säugetiermolaren 423, 426.
Innenraum der Korallen 75.
Inneres Ligament der Bivalven 144.
Inoceramen, Leitfossilien 162.
Inoceramus 167, 168.
— Cripsi 168.
— Ligamentgruben 145.
— salisburgensis 167.
Insecta 18, 102, 112, 133—137.
Insectivoren 436—438.
Insekten, Fossilisation 4, 5, 6, 8.
— Spuren der Färbung bei fossilen erhalten 2, 10.
— Stellung im System 43.
Insektenfresser 427.
Insertionsplatten des Amphineurenpanzers 140.
Insolation, zerstört fossile Reste 12.
Integripalliata 145, 157.
Interaxillaria 266, Fig. 388.
Interbrachialia 268, 273.
Intercalaria in der Wirbelsäule von Mustelus 339, Fig. 519.
Intercaudalscutum 376.
Intercentrum 321, 369.
Interclavicula 364.
Intercoronoid 363, Fig. 555.
Intercostalia der Crinoideen 273.
Interdorsalia 319—321.
Intermedium carpi 330.
— tarsi 330.
Internlobus, bei Nautiloidea 203.
— der Ammoniten 214.
Internodien bei Isis 88.
Internsattel 203.
Interparietale 324, 325, 326, 360.
Interradialfelder der Echinodermen 257, 259.
Interradius 261, 262.
Intertemporale 360.
Interventralia 319—321.
Intervertebralknorpel 358.
Intrasiphonata 220.
Involute Schneckenschalen 172.
Ipnops, erblindet 118.
Irreguläre Seeigel 256, 257, 259, 300 307, 308, 311.
— — Aufenthaltsorte 307, 308, 311.
— — Ontogenie 309.
Irreguläre Foraminiferenschalen 51, 52.
Irregulares (Blastoidea) 290.
Irreversibilitätsgesetz 20, 21, 276.
Isastraea crassisepta 84, 85, 86.
Ischium 330.
Isidella elongata 88.
Isis spiralis 88.
Isocrinus, Tiefseeform 270.
Isodonter Schloßtypus der Bivalven 146.
Isodontie 422.
Isomorphie der Foraminiferenschalen 48.
Isomyarier 156.
Isopoda 102, 109, 112, 117.
Isopoden, Bewegungsart 117.
Iterative Artbildung 155.
Itieria Staszycii 184, 185.
— Septenbildung 174.

J.

Jahresringe der Muschelschalen 148.
Japanische Triasammoniten, Erhaltungszustand 220.
Joannites 211.
Jochbogen 421.
Joche der Säugetierzähne 423.
Jochzahntypus 425.
John-Day-Formation, Entstehung 4.
Joufia 165.
Juga des Brachiopodenarmgerüstes 250.
Jugale 327.
Jugendrostrum der Belemniten 235.
Jugulare Stellung der Ventralen 346, 347.
Julidae 133.
Julus 133.
Jungtertiär 27.
Juraformation 27.

K.

Käferschnecken 139, 140.
Känguruh 427.
— Bipedie 401.
Kaenozoische Epoche 27.
Kalkblätter des Brachiopodenschlosses 251.
Kalkgehalt der Foraminiferenschalen 46.
— — Schneckenschalen, Reduktion desselben 176.
Kalkschlamm als Hüllgestein fossiler Reste 7.
Kalkschwämme 60, 63, 64, 65, 68.

Kalkspatpseudomorphosen nach Spongienskeletten 64.
Kalkspatrhomboëder im Skelett der Echinodermen 255, 312.
Kalkstein, Entstehung aus Korallenskeletten 74.
Kalktuff, Fossilisationsvorgänge 2.
Kalligramma Haeckeli 136, 137.
Kallusbildungen nach Bruchverletzungen 239, 391.
Kaltwasserschnecken, Merkmale 176, 180.
Kalziumkarbonat der Knochensubstanz 9.
Kalziumphosphat der Knochensubstanz 9.
Kambrium 28.
Kamele (Camelidae) 455.
Kammerscheidewände der Ammoniten 212—216.
Kammquallen, Mundbildung 39.
Kammseestern, Nahrungsweise 260.
Kammuscheln, Augen 138, 156.
— haben Kalzitschalen 8.
— Schwimmfähigkeit 138.
— seit dem Tertiär im Rückgang 162.
Kampfverletzungen vorzeitlicher Tiere 13, 391.
Kanonenbein 428, 452.
Karbonate als Versteinerungsmittel 8, 9.
Karbonformation 28.
Kardinalzähne des Bivalvenschlosses 145.
Karnivoren, verfehlte Anpassungen 24.
Karroomys 420.
Kasuare, haarförmige Federn 419.
Katarrhinae 474, 475.
Katastrophale Vernichtung fossiler Tiere 3, 4.
Katzen 439, 441.
— Gebiß 439. 442.
Katze, Molaren reduziert 429, 439.
— Schädelbau 324—328.
Kaufüße der Trilobiten 116.
Kegelschnecken, Resorption der Schale 176.
Kehlplatten der Schildkröten 376.
Keimblätter 36.
Kelch der Crinoideen 260, 265.
— — Korallen 75.
Kelchdecke der Crinoideen 265, 266, 267.
Kelchporen der Echinodermen 258.
Kendengschichten Javas, Entstehung 4.
Keratinschale der primitiveren Brachiopoden 247.
Kerunia cornuta 71, 72.
— -Symbiose 51, 71, 72.
Kettenkorallen 88, 89.
Keuper 27.
Kieferbogen 339, Fig. 519.
Kieferknochen der Arthrodiren 336.
Kiemen der Muscheln 142.
— — Seeigel 303.
— fehlen den Scaphopoden 140.
Kiemendeckel der Knochenfische 337.
Kiemenbogen der Haifische 338, 339, 340.
Kiemenspalten, Zahl bei den Elasmobranchiern 337.
Kieselsäure als Versteinerungsmittel 8, 9.
Kieselsäure der Schwammskelette, Auflösung derselben 64.
Kieselsäurepseudomorphosen nach Kalkschwämmen 64.
Kieselschalen der Foraminiferen 46, 47.
Kieselschwämme 60, 62, 63, 64, 65.
Kimmeridge 27.
Klaffmuscheln 141.
Klaffmuskeln der Brachiopoden 245.
Klammerapparat der Haie 341.
Klappen (der Lamellibranchiata) 244.
Klappenpyramide der Cystoideen 261.
Kleinsipho 199, 200.
Klippschliefer 448, 450, 457.
Kloakensipho der Muscheln 141.
Knochen 316.
— Färbung fossiler 10, 11.
— fossile, Erhaltungszustand 8, 9.
— Umformung 328.
— Verschmelzungen 328, 329.
— Versteinerungsprozeß 9.
Knochenbreccien 3.
Knochenfische 345—356.
— Flossen 317, 331.
— Flossenform 16.
— Konvergenzerscheinungen mit Walen und Ichthyosauriern 385.
— Rippen 319, 322.
— Schädelknochen 317, 328, 329.
Knorpelknochen 317.
Knorpelskelett der Elasmobranchier 317. 337—344.
Knospung der Korallenkelche 77.
Knospungszellen der Graptolithen 93.
Koblenzstufe 28.
Koboldmaki 399, 401, 473.
Körper der Brachiopoden 244—246.
Körperformen der Knochenfische 345.
Kolonienbildung bei den Graptolithen 91 bis 94.
— — — Korallen 77.
— — — — Rugosen 81.
Kometenformen der Seesterne 296.
Kommissuren der Kelchnerven der Crinoideen 266, Fig. 388.
Komplikation der Organe 23.
Konservativer Zustand von Organen 23.
Konvergente Anpassungen s. unter Konvergenzerscheinungen.
Konvergenzerscheinungen 17.
— bei Ammoniten 221, 223, 224.
— — Antiarchi und Arthrodira 335.
— — Arthrodiren, Dipneusten und Holocephalen 335, 340, 342.
— — Ascoceras und Cyrtoceras 201.
— — — Orthoceras, Disoceras 205.
— — Brachiopoden 253.
— — — und Muscheln 155.
— — Carpoideen und Cystoideen 282.
— — den Carpoideen und Drepanaspiden 258, 262, 291.
— — — Cirripediern und Hippuriten 107, 155.
— — — und Brachiopoden 107.
— — Compacta und Reducta 280.
— — Crinoideen 263, 264.

Konvergenzerscheinungen bei Deiphon und der Larve von Nephrops 124.
— — — dibranchiaten Cephalopoden 232, 236, 237.
— — — Dipneusten und Arthrodiren 335, 340, 342.
— — Einzelkorallen, Cirripediern und Brachiopoden 78, 107, 155.
— — Elasmobranchiern 337.
— — Endoceras und Orthoceras 201.
— — Foraminiferen 47, 48, 52, 53.
— — — und Asterozoen 51.
— — — — Cephalopoden 45, 48, 50.
— — — — Gastropoden 50, 178.
— — Gastropoden und Cephalopoden 171, 178, 208, 209, 213, 222.
— — den Hippuriten und Zaphrentiden 82.
— — — Brachipoden 248.
— — — Ichthyosauriern, Fischen und Walen 53, 385, 387.
— — Korallen 75.
— — Lituites, Caecum, Spiroplecta 178.
— — Muscheln 153, 154, 155.
— — Nautiloideen 195, 201, 205.
— — — und Ammonoideen 221.
— — Ornithischiern und Vögeln 401, 415.
— — Plesiosaururiern und Seeschildkröten 387.
— — Pleurocystis und Carpoideen 287.
— — Pentamerus und Megalodus 248.
— — Pterygotus und Sirenen 132.
— — Sirenen und Lystrosaurus 383.
— — Schreitvögeln 419.
— — sessilen Gastropoden 172, 178, 186.
— — Trilobiten und Asseln 112, 119.
— — — — Fischen 117, 118.
— — — — Tiefseekrebsen 117, 118, 119.
— — Vermetus und Nipponites 178, 208.
Kopalharz, Fossilisationsvorgänge 2.
Kopf der Lamellibranchiaten rudimentär 142.
Kopf der Mollusken 138.
Kopfkappe der Ammoniten 207.
— des Nautilus 189.
Kopfschild der Trilobiten 112.
Koprolithen 8, 13.
Korallen, Symbiose mit Algen 84.
— Lebensweise 77—79.
— Nahrungsweise 80.
— Skelett 74—76, 80—87.
— Fortpflanzung 76, 77.
— Zusammenleben mit Anneliden 99.
Korallenkalke 74.
Korallenriffe 74, 78, 79, 84.
Korallenskelette, Fossilisation 74.
Korallinenzone 151, 160.
Korallriffische der Juraformation 80, 354, 355.
Kormorane 418.
Krabben 110.
— als „Muschelwächter" 142.
Kragengeißelzellen der Spongiozoa 38.
Kraniche 418, 419.
Krankheiten fossiler Gastropoden 174, Fig. 254.
— — Tiere 13, 97, 265, 391.
Kranzfühler, Stellung im System 43.
Kreideformation 27.
Kreszenz 23.
Kriechspuren von Anneliden 100, 101.
Krinoidenkalk 14.
Kristalline Schiefer 28.
Krokodile, Abstammung 392, 394.
— im Niedergang begriffen 368.
— Körperhaltung beim Schwimmen 386, 391.
— Lage der Nasenlöcher 386, 391.
— Wirbelform 369.
Kronen der Wirbeltierzähne 331, 423, 426.
Krüppelformen cretazischer Korallen und Crinoideen 162.
— der Rudisten 151, 162, 163.
Kryptodonter Schloßtypus der Bivalven 145.
Küstenfelsen von Bohrmuscheln zerlöchert 150.
Küstenlagunen, Fossilisationsvorgänge 3.
Küstentiere, in den Plattenkalken Bayerns 15.
Kugelaugen 118, 234.
Kugeltraubenform der Foraminiferenschalen 48.
Kulm 28.
Kupferkies als Versteinerungsmittel 8.
Kurtodon 437.
Kurzschwanzkrebse 110.

L.

Labialknorpel von Hybodus 338, Fig. 517.
Labyrinth 327.
Labyrinthodonter Zahnbau 351.
Labyrinthodontidae 362, 363, 364.
Lacertilier 367, 368, 408, 409.
— Ahnen der Mosasaurier 367.
— mit Springbeinen 393.
Lacrymale 316, 327, 360.
Längsrunzeln der rugosen Korallen 76.
Lagena 48.
— clavata 45.
Lagerstätte, sekundäre von Fossilien 12, 13.
Laggania 315.
Lagynocystidae 292.
Lagynocystis pyramidalis 292, 293.
Lakteale Dentition 426.
Lamantin (Manatus) 463.
— Zahnersatz 429.
Lamellibranchiata 141—169.
Lamellibranchiaten s. Muscheln.
Lamina cribrosa 325, 326.
— perpendicularis 325.
Laminarienzone 151, 160.
Lamna cornubica, Wirbelbau 339.
— Körperform 53.
Landasseln 109.
Landinsekten, in den Plattenkalken Bayerns 15.

Landschildkröten 377, 379.
Landschnecken, Trockenschutz 175.
Langschwanzkrebse 110.
Langusten 112.
Lanzettstück der Blastoideen 289.
Lariosaurus 388.
Larvenleben der Muscheln 156.
Lasanius problematicus 332.
Lateralia (der Cirripedia) 107.
Lateralloben der Ammoniten 214
Lateralsattel 203.
Lateralsättel der Ammoniten 214.
Lateralscutum 376.
Lateralzähne des Bivalvenschlosses 146.
Laterne des Aristoteles 303, 307.
Latimaeandraraea Soemmeringi 84, 85.
Latisellater Embryonalkammertypus 216, 217.
Laufvögel 367, 415, 417.
Leachia 232.
Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit 18.
Lebensspuren vorzeitlicher Tiere 6, 7, 13, 14.
Lebensweise, Ermittlung bei vorzeitlichen Tieren 15, 16, 17.
— der Ammonoidea 217—219.
— — Amphineura 140.
— — Belemniten 233, 234, 237, 238.
— — Brachiopoden 248, 249, 254, 255.
— — Carpoideen 261, 262, 292.
— — Crinoidea 256, 260, 265, 268—272.
— — Elasmobranchier 337.
— — Foraminiferen 54, 55.
— — Gastropoden 180—182.
— — — Wechsel derselben 177, 178.
— — Korallen 77—80.
— — Lamellibranchiaten 149—156.
— — Nautiloideen 195, 201, 202, 213, 218.
— — Phoronis 241.
— — Pleurotomarien 173.
— — Reptilien 367—373, 375, 377, 379, 380, 383—412.
— — Scaphopoden 140.
— — Seeigel 306—309.
— — Teleostomen 345—356.
— — Teredo navalis 142, 150.
— — Thecoideen 294, 295.
— — Trilobiten 117—119.
— — Vorfahren der Vögel 398, 414.
Leberschläuche der Asteroideen 296.
— — Trilobiten 116.
Leda 157.
Lederkorallen 87.
Lederschildkröte 380.
Leimgehalt fossiler Reste 8, 9, 421.
Leiostraca 220.
Leistenkrokodil 393.
Leitfossilien 26, 29, 30, 33, 139, 161, 162.
Leithakalk, Coccolithophoriden enthaltend 44.
Leithakalkbildungen, Analyse der Fauna 15.
Lemuroidea 472, 474.
Lendenwirbel 323.
Lenneocrinus 276.
— cirratus 263, 264.
Leperditia Hisingeri 106.
Lepidocoleus Sarlei 107.
Lepidosauria 384, 408—413.
Lepidosiren paradoxa 351, 352, 353.
— — Funktionieren der Flossen 335.
Lepidosteidae 355.
Lepidosteus 356.
— Spiracula rudimentär 340.
— Terminalflosse 349.
Lepidotrichien 350.
Lepidotus, Korallenfresser 80.
— palliatus 354, 355.
Lepralia labiosa 244.
Leptauchenia decora 454.
Leptictidae 437.
Leptocardia, Stellung im System 43.
Leptocladus 437.
Leptopterygius acutirostris 386.
Leptostraca 102, 108.
Lettenkohle 27.
Leuchtorgane 118, 119.
Leuconidae 61.
Leuconstadium 61.
Lias 27.
Liasammonit, Rekonstruktion des Tieres 206.
Liasschiefer Deutschlands, Fossilreste 6, 8.
Libellen 135, 136.
Libera 279.
Lichadidae 121, 124.
Lichas 116, 117.
— armatus 116.
— scabra 116.
Lichenoidea 286.
Lichenoides priscus 286.
Lichtarme Meeresregionen, Anpassungen an dieselben 118.
Ligament der Muscheln 143, 144.
Ligamentfurche 144, 145.
Ligamentgrube der Bivalven 144.
Ligamentlöffel von Mya 158.
Ligamentnymphe 144.
Lima hians, Nestbau 150, 151.
— Rippenbildung 248.
— Schwimmvermögen 150.
Limnaea 176, 178, 186.
— Lebensweise 178.
— stagnalis, Standortsformen 178.
— zarte Schalen 176.
Limnaeidae 178, 186.
Limnoscelidae 370.
Limnoscelis 370, 371.
Limulava 132.
Limiulus polyphemus 117, 124, 127, 128, 129, 130, 132.
Lindwürmersagen, Entstehung 32.
Lingula 247, 252.
— Schalenstruktur 247.
Linksgewundene Schnecken 172.
Linsenauge der Skorpione 126.
Linthia pulcinella 312, 313.
Lippenbogen 339, Fig. 519.
Lithistida 62, 65, 66.
Lithodendronkalk 86.

Lithodendronriffe der Alpentrias 82.
Lithodomus lithophagus, Bohrlöcher 150, 154.
— — — im Serapistempel von Pozzuoli 154.
Litopterna 449, 464—467.
Litorina, Operculum 174.
Lituites 193, 194, 195, 197, 198, 204, 210.
— Konvergenz mit Caecum 178.
— lituus 195.
Loben der Ammoniten 212—216.
Lobenlinie 203, 204, 212.
— sekundär vereinfacht 216.
Lobites delphinocephalus 211, 212.
Lobolithen 97, 265, 275.
Lobus 203, 204.
Löffelstöre 354.
Löß, Fossilisationsvorgänge 3.
Löwe, Brechscherenzähne 439.
Lokomotionsorgane der Seeigel 304.
Loliginidae 233.
Loligo, Fangarme 187.
— media 238.
— Muschelfresser 153.
Lonchorhynchus Öbergi 361, 362.
— marine Lebensweise 362.
Longicones 203.
Longirostres 394.
Lophiodontinae 468.
Lophodontie 425.
Lophoselenodontie 425.
Lophobunodontie 425.
Loriolaster, Körperform 256.
— mirabilis 299.
Luchs, Schwanz, sekundär verkürzt 428.
Lucioperca sandra, Bauchflossenstellung 346.
Lückenhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung 5, 34, 133.
Luftatmung bei Skorpionen 126.
Luftkammer der Nautilusschale 191, 192.
Luidia ciliaris, Armzahl 258.
— Sarsi 296.
Lumbricaria 101.
Lungenfische s. Dipneusten.
Lungenschnecken 174, 180, 182.
— Schutz gegen Trockenheit 175.
Lunula der Bivalven 145.
Lusus naturae 32.
Lysorophus tricarinatus 366, 367.
Lyssacina 66.
Lystrosaurus latirostris 383.
Lytoceras, Ähnlichkeit mit Planorbis 226.
— angustisellat 217.
— Embryonalkammern 216, 217.
— Liebigi 226.
— Lobenlinie 212.
— quadrisulcatum 211
Lytoceratidae 226.
Lyttonia 248, 249, 252.

M.

Machairodontinae 441.
Machairodus 442.
Mackenzia 315.
Macrauchenia patagonica 466, 467.
Macrocephalites compressus 228.
Macroscaphites, Konvergenz mit Caecum 178.
— Ivani 209.
Macroscelididae 438.
Macrotherium 471.
Macruren 110.
Macruriforme Tiefseefische 335, 342.
Madrepora 84.
Madreporaria 74, 76, 77, 79—81, 83—87.
— Skelett 83.
— Systematik 83, 84.
Madreporenplatte der Seeigel 258, 267, 300, 301, 307.
— Schutz gegen Verschlammung 307.
Madreporidae 84.
Maeandrina 84.
Magellanea, Armgerüst 245.
— flavescens 245, 246, 250
Magnesiagehalt der Foraminiferenschalen 46.
Mahlgebisse der fossilen Elasmobranchier 340, 342.
Makrophage Nautiloideen 194, 195, 196.
Malacostraca 102, 104, 108—111.
Malleus 327.
Malm 27.
Mammalia s. Säugetiere.
— Stellung im System 43.
Mammut 31, 32, 460, 462, 463.
— Fossilwerdung 4, 5.
— Jochzähne 425.
Mammutreste auf sekundärer Lagerstätte 12, Fig. 673.
Manatus, Zahnersatz 429.
— Zahl der Halswirbel 428.
— Zwischenkiefer zahnlos 463.
Mandibeln der Arthropoden 103.
Mandibula von Mustelus Fig. 519.
Manidae 448.
Mantel der Mollusken 137, 138.
— — Lamellibranchiata 141.
— von Nautilus 188, 189, 190.
Mantelbucht der Lamellibranchiaten 145.
Mantelhöhle der Gastropoden 170.
— — Mollusken 138.
Mantellappen 141.
Mantellinie der Bivalven 145.
Manteltiere, Stellung im System 43.
Marder 441.
Margaritana margaritifera, Nahrungsweise 149.
Marginalia der Asteroidea 296.
Marginalia der Schildkröten 376.
Marginalscutum 376.
Marsupialier 420, 434—436.
Marsupium 435.
Maschenwerk der Fusulinen 57.
Massenvorkommen fossiler Bivalven 152.
Mastodon 460.
— americanum, Molar 423.
Mastodonreste als erdgeschichtliche Dokumente 29.
Mastodonsaurus 362, 364.
— Wirbelbau 320.

Mastodonten, polybunodont 425.
Mastoideum 325, 327, 428.
Mauer der Korallen 75, 76.
Maulwurf 427, 437.
Maxillen der Arthropoden 103.
Maxilloturbinale 316, 326.
Meatus auditorius externus 325, 326, 327.
Mecasecoptera 135.
Mechanische Zerstörung der Tierleichen 1
Mecochirus longimanus 110, 112.
Medianseptum des Brachiopodenschlosses 251.
Mediolateralia (von Chirocrinus) 286.
Medusen, Fossilisation 5.
Medusengeneration der Seyphozoen 72, 73.
Medusenhaupt Schwabens 270, 279.
Medusenköpfe 256.
Medusenpolypen 70.
Medusenstadium der Hydrozoen 70.
Medusina costata 73.
Meekella 252.
— eximia, sessile Lebensweise 155.
Meer, Erhaltungsmöglichkeit der Tierleichen 2.
— Fossilisationsvorgänge 4, 5.
Meeradler 340.
Meerasseln 109.
Meereicheln 107, 108.
Meereskrokodile 384.
— Konvergenzen 385.
Meeresküste, Zerstörung von Fossilresten 12.
Meeresschildkröten, Anpassungstypus 379, 380.
Meerwasser, Einwirkung auf Tierleichen 4.
Megacerops robustus 471.
Megalodon = Megalodus.
Megalodonten, Leitfossilien 162.
Megalodontidae 164.
Megalodontiden, Ähnlichkeit mit Pentamerus 248.
Megalodus 161. 162, 164, 248.
— abbreviatus 161.
— ampezzanus 161.
Megalonyx Jeffersoni 446, 447.
Megalosaurus 404.
Megalosphärische Generation (Foraminiferen) 53, 54, 58.
Meganeura Monyi 136.
Megaskleren 63.
Megatherium 429.
Melania, Septenbildung 174.
Melonites 301, 310.
— Körperform 256.
— multiporus 311.
Melonitidae 310.
Menaspis armata 342.
Mensch, Hinterhauptsknochen verschmolzen 427.
— Schwanz rudimentär 428.
Menschenaffen 474, 475.
Mentale Stellung der Ventralflossen 347.
Mermis 6, 96.
Merostomata 102, 112, 127—130.
Mesaxonische Carnivoren 441.
Mesenteron 40.
Mesethmoideum 316, 325, 326.
Mesocarpus 330.
Mesoconid 426.
Mesocystidae 284.
Mesocystis 282.
— Pusirewskii 284.
Mesoderm 37, 39, 316.
Mesodermalknochen 316, 317.
Mesodon bernissartensis 356.
Mesohippus 469.
— celer 468.
Mesokinetischer Schädeltypus 411.
Mesonacidae 113, 114, 121, 122.
Mesonacis 113, 115.
— Vermontana 114.
Mesopithecus Pentelici 475.
Mesoplacophora 140.
Mesoprosopon 110.
Mesorhinus Fraasi 391.
Mesosauria 384.
Mesosaurus 384.
Mesostyl 468.
Mesotarsus 330.
— der Vögel 415.
Mesozoische Epoche 27.
Metacarpus 330.
Metacheiromys tatusia 444, 446, 447.
Metacon 424.
Metaconid 426.
Metaconulus 424.
Metagenese 54.
Metaloph 425.
Metalophid 426.
Metamorphose der Insekten 135.
Metastom der Gigantostraca 130, 131.
Metastyl 468.
Metatarsus 330.
Metatroch 40.
Metaxytherium 464.
— Unterdrückung des Ersatzgebisses 429.
— Wirbelepiphysen rudimentär 428.
Metazoa, fossile 60—476.
— allgemeine Kennzeichen 36, 37.
— Stellung im System 43.
Metopias diagnosticus 362, 364.
Miacidae 441.
Miacinae 441.
Michelinia, Kelchstützen 78.
Microbrachidae 366.
Microbrachis Pelikani 366.
— Wirbelbau 321.
Microchiroptera 438.
Microconodon 420.
Microdiscus 121.
— blind 118.
Microlestes 420, 430.
Miesmuschel, Byssus 142.
Miesmuscheln, Augen vorhanden 138.
Mikrophagie bei fossilen Nautiloideen 194, 195, 196.
Mikroskleren 63.

Mikrosphärische Generation (Foraminiferen) 53, 54, 58.
Milben 102, 124, 133.
Milchgebiß 426.
Miliola 50, 52.
— gibba 50.
— Hauerina 50.
Miliolatypus der Foraminiferenschalen 47.
Milioliden, leben in der Brandung 47.
Millepora 84.
Milleporidium Remesi 71.
Milleiricrinus, mit schmarotzenden Myzostomiden 97, 265.
Mimoceras 223.
Minutial 23.
Minyadidae 74.
Miocidaris 310.
Miohippus anceps 468.
Miolania 379.
Miomera 276.
Miosiren 464.
Miozän 27.
Mischformen 178.
Mitrata 261.
Mitrocystella 258, 261.
— Barrandei 291, 292, 293.
Mitrocystidae 292.
Mitrocystites 258.
Mittelalter der Erdgeschichte 27.
Mittelblatt des Brachiopodenschlosses 251.
Mitteldarm 40.
Mittelfuß 330.
Mittelhand 330.
Moas 419.
Moeripithecus 474.
Moeritheriidae 459, 463.
Moeritherium Lyonsi 458, 459, 463.
Möwen 419.
Molaren 423—426.
Molarisierung der Prämolaren 429.
Molche 357, 366, 367.
— Schädelbau 328.
— vierfingerig 361.
Mollusca 18, 137—240.
— Stellung im System 43.
Molluscoidea 240—255.
Mollusken, Bedeutung als Leitfossilien 139.
— Abstammung 138.
— Bewegungsfreiheit 137, 138.
Moloch 372.
Molukkenkrebs 117, 124, 127—130, 132.
Monactinellida 65, 66.
Monaxonia 62, 65, 66.
Monocyclica 266, 273, 275, 276.
Monograptidae 95.
Monograptus 91, 92, 95.
— dubius 91.
— turriculatus 95.
Monomyarier 143, 156, 157.
Monophyllites 225.
Monophyodontie 426.
Monopleura 165.
Monothalame Foraminiferen 45.
Monotis 168, 169.
Monotis bankbildend 152.
— salinaria 161, 162.
Monotremata 430—434.
Monozyklische Kelchbasis 266, 267, 273.
Monticulipora 99, 243.
— mammulata 244.
Monticuliporidae 99.
Montlivaultia obconica 84, 85.
Montmartre, fossiler Salzsumpf 4.
Moose, Inkrustierung 9.
Moostierchen s. Bryozoen.
Moränen mit Fossilien auf sekundärer Lagerstätte 13.
Moropus 471.
Morphologie 19.
Morphologische Rekonstruktion 18.
Mosasauria 409, 412.
Mosasaurier, Flossenform 16.
— Kiefergelenke 411.
Mosasaurus 412.
Moschushirsche 456.
Moschustier, Tarsalia zum Teil verschmolzen 428.
Mucroteuthis 205.
— giganteus 235, 238.
Mugiliden, sekundär abdominale Ventralen 347.
Multiseriale Foraminiferenschalen 47.
Multituberculata 430—434.
„Mumien" von Dinosauriern 9, 407.
Mund der Echinodermen, Lage 257.
Mundfeld der Seeigel 300.
Mundkiemen der Seeigel 303.
Mundöffnung der Seeigel 300.
Mundplatte der Korallen 74.
Mundplatten der Crinoideen 267.
Mundsaum der Schneckenschale 173.
Mundschild der Trilobiten 112.
Mundtentakel bei Yoldia 149.
Muntjakhirsche 456.
Muraena picta 347.
Muränen, Reduktion der paarigen Flossen 347.
Muraenosaurus 390.
Murchisonia 183.
Murex fortispina 182.
— Muschelfresser 153.
— Operculum 174.
— räuberische Lebensweise 153, 181, 182.
— Resorption der Schalenstacheln 176.
Muriciden 175.
Muschelbänke 152, 158.
Muschelbeete 158.
Muschelkalk 27.
Muschelkrebse 142.
Muschelmarmor, Bleiberger 10, 220.
Muscheln, Aufenthaltsort 151.
— Augen, sekundäre 138, 156.
— Bankbildung 152, 158.
— Bewegungsfähigkeit 149.
— Einfluß der Temperatur 162, 164.
— Einzelleben und Kolonien 152.
— erblindet 138, 156.
— Erhaltungszustand der fossilen 159, 160.
— Feinde 153.

Muscheln. fossile, Färbung der Schalen 159, 160.
— Fossilisation 8, 158, 159, 160.
— geologische Verbreitung 160, 162.
— Körper 141.
— Lage bei der Einbettung 158.
— Larvenleben 156.
— Lebensgebiete 139.
— Nahrungsweise 149.
— Orientierung der Schalen 143.
— Schwimmvermögen 138.
— Systematik und Stammesgeschichte 156.
— Zwergformen 151, 162, 163.
Muschelschalen, Pseudomorphosen in Quarz 9.
Muschelwächter, Symbiose mit Muscheln 142.
Musculus adductor mandibulae 365.
— retractor mandibulae 365.
Muskeleindrücke auf Bivalvenschalen 143.
Muskeln der Brachiopoden 245.
Muskulatur, fossil erhalten 6.
Mustelidae 441, 442.
Mustelus vulgaris 339, 340.
Mya arenaria, in eingegrabener Stellung 141, Fig. 188.
— Beete in der Nordsee 158.
— grabende Lebensweise 141, 149, 158.
— lange Siphonen 141.
— Nahrung von Bulla 182.
— truncata 164.
Mycelites ossifragus 12.
Myiden, desmodonter Schloßtypus 146.
Myliobatidae, Mahlgebiß 340.
Myliobatis, Muschelfresser 153.
Mylodon robustus 445, 447.
Mylostoma variabile 336.
Myodocopa 106.
Myophoria Kefersteini 166.
— postera 166.
Myriapoda 102, 133.
— Stellung im System 43.
Myrmecophage Nahrungsweise 427.
Myrmecophagidae 447.
Myrtillocrinus 265.
Mystacoceti 443, 444.
Mystriosuchus planirostris 391, 392.
Mytilidae 142.
Mytilus, Augen vorhanden 138, 156.
— bankbildend 152.
— Byssus 142.
— Lebenszähigkeit 151.
Myxospongia 62, 63, 66.
Myxospongidae 64.
Myzostomiden 97.
— Bohren in Seelilien 97, 265.

N.

Nabel der Ammoniten 211.
— — Gastropoden 173.
— — Nautilusschale 191, 211.
Nabelkallus 191.
Nackenfurche der Trilobiten 114.
Nackenplatte der Schildkröten 375, 376.
Nackenstachel der Ichthyotomi 342.
Nacktkiemer, Lebensweise 181.
Nacktschnecken, Entstehung 178, 179, 181.
Nadeln der Spongien 62, 63.
Nährpersonen der Bryozoen 242.
Nährpolypen der Hydrozoen 70.
Nagetiere 438, 448.
— Pulpa der Schneidezähne offen bleibend 429.
Nahecaris Stürtzi 108, 109.
Nahrungsreste vorzeitlicher Tiere 13.
Nahrungsweise der Anthozoa 80.
— — Asterozoa 260.
— — Cephalopoden 153, 189, 194, 195, 218, 232, 234, 238, 239.
— — Echinodermen 258, 259, 260, 261, 262, 268, 272, 292, 295, 303, 304, 306, 307, 308, 309.
— — Foraminiferen 55.
— — Gastropoden 181, 182.
— — Muscheln 147, 149.
— — Nautiloideen 189, 192—198.
Nahrungszellen der Graptolithen 93.
Naht der Schneckenschale 172.
Naididae 97.
Nannotypus 197, 199.
Naosaurus 374.
Napfform der Gastropoden, wiederholt entstanden 172, 178, 186.
Napfförmige Schnecken 172, 177, 182.
Napfschnecken (Capuliden) 182.
Nares 327, 417.
Nariale 430.
Nasale 316, 326, 360.
— der Teleostomen 329.
Nasengänge 327.
Nasenlöcher, Verschiebung nach hinten Fig. 553; 386, 391, 397, 443, 444.
Nasenmuscheln 326.
Nashörner 467—470.
— Jochzähne 425.
— Unterkiefermolaren 426.
Nashorn der Eiszeit, Fossilwerdung 4, 5.
— Halswirbel opisthocoel 428.
— Hinterhaupt 428.
— Reduktion der Finger und Zehen 428.
Nassellaria 59.
Natantia 110.
Natica, Funktion des Fußes 170.
— Muschelfresser 153, 181.
Naturspiele 32.
Nauplius 55.
Nautilidae 203.
Nautiloidea, Konvergenz mit Ammoniten 221.
— fossile, Nahrungsweise 189, 192—198.
— geologische Verbreitung 201, 202.
— Schalenformen 192—198.
— Systematik 200, 201.
— Verwandtschaft mit den Ammonoideen 203.
Nautilus 187—219.
— Anatomie 188—192.
— franconicus 204.

Nautilus, geographische Verbreitung in der Gegenwart 195.
— Konvergenz mit Foraminiferen 45.
— langsamer Aufbau der Septen 192.
— Lebensweise 213, 218.
— Lobenlinie 203, 204.
— Nahrungsweise 189.
— pompilius 189.
— Schalennabel 191, 211.
— Schnabel 189, 218.
Nautilustypus, wiederholt aus verschiedenen Ahnenformen entstanden 203.
Naviculare 330, 422.
Neandertaler Mensch 475, 476.
Nebaliidae 108.
Nebenaugen der Skorpione 126.
Nebenformen 178, 208, 209, 210, 213, 222, 230.
Nebenmuscheln der Nase 326.
Nebenzähne des Bivalvenschlosses 146.
Necrolestes 437.
Negative Spezialisation 23.
Nektonische Ammoniten 218.
— Lebensweise 36.
Nema 91.
Nemacaulus 92.
Nematoden 96.
Nemertinea, Stellung im System 43.
Neobunodontia 453.
Neoceratodus Forsteri 351, 352, 353.
Neogen 27.
Neokom 27.
Neopithecus Brancoi 475.
Neotremata, Stielöffnung 250.
— Systematik 252.
Nephrops norvegicus 124.
Neptunsbecher 69.
Nereiten 101.
Nerinea 185.
Nerineidae 185.
Neritina, Färbung fossiler Gehäuse 10.
— Operculum 174.
Nervenrohr 318.
Nesodon imbricatum 466.
Nesseltiere, Stellung im System 43.
Nesselzellen 39.
Nestbau der Feilenmuschel 150, 151.
Neuralkanal 339.
Neuralplatten 375.
Neurapophyse 319—321.
Neuropteris 135.
Neuzeit der Erdgeschichte 27.
Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung 20, 21, 276.
Nipponites, Konvergenz mit Vermetus 178, 208.
— Lebensweise 218, 226.
— mirabilis 208.
Nodien (bei Isis) 88.
Nodosaria 48—53.
— hispida 49.
— rugosa 49.
Nodose Ceratiten 223.
Nomarthra 452.
Nonionina, Aufenthaltsort 45, 46.
— perforata 45.
Nordische Gäste des Mittelmeeres 164.
Notarium der Pterodactyloidea 397.
— — Vögel 415.
Nothosauridae 388.
Nothosaurus Andriani 388.
Notonecta 117.
Notostylops 466.
Notoungulata 449, 464, 465, 466.
Notozentrum 321.
Notozentraler Wirbeltypus 319, 321, 358.
Nubecularien, Kolonienbildung 36, 44, 52.
Nuchalscutum 376.
Nucleus der Ammoniten 216, 217.
Nucula 10, 157.
Nudibranchier, Lebensweise 181.
Nummuliten 54, 56, 57, 58, 59.
— Generationswechsel 54.
Nummulitenkalk 56.
Nummulites complanata 54.
— curvispira 54.
— Gizehensis 54.
— Lucasanus 54.
— perforatus 54.
— Tschihatscheffi 54.

O.

Oberarm 330.
Oberkieferknochen 326.
Oberschenkel 330.
Obolacea, Stielöffnungen 250.
Obolus 252.
Obstruktionsringe 200.
Occipitalfurche der Trilobiten 114.
Occipitalsegment des Säugetierschädels 324.
Ocellarplatten der Seeigel 301.
Ocellen der Skorpione 126.
Octocorallia 87.
Octomeroceras 205.
Octopoda 187, 188, 231, 233, 239, 240.
Octopoden mit sekundärer Außenschale 198, 207.
Octopodoteuthis 232.
Octopus, Fangarme 187.
— Muschelfresser 153.
— Schale fehlt 233.
Odonata 135, 136.
Odontologie 331.
Oecoptychius 229.
Öffnermuskeln des Unterkiefers 365.
Ohren der Ammonitenschale 207, 228, 229, 230.
— — Muschelschalen 147.
Ohrenknochen der Säugetiere 327.
Ohrenrobben 387, 442.
Ohrenschlitz der Stegocephalen 364.
— bei Seymouria 370.
Oldhamina decipiens 248, 249, 252.
Olecranon ulnae der Therocephalier 382.
Olenellus 113, 115, 121.
— Fremonti 113.
Olenellusstufe 28.
Olenidae 120, 121, 122.
Olenus 122.
Olenusstufe 28.

Oligobunodonte Molaren 425.
— Proboscidier 460.
Oligochaeten 96, 97.
Oligokyphus 430.
Oligolophodonter Molarentypus 425.
Oligotricha 60.
Oligozän 27.
Olme 357.
Olynthusstadium 60.
Oniscoidea 109.
Ontogenie 19.
— der Ammonoidea 216—217.
— — Belemniten 235, 236.
— — Gastropoden 177, 180.
— — Korallen 76, 77.
— — Muscheln 156.
— — Seeigel 309.
— — Seesterne 296.
— — Trilobiten 119—120.
Onychaster flexilis 298.
Onychophora, Stellung im System 43.
Opabinia regalis 105.
Opal als Versteinerungsmittel 8, 9.
Operculum der Gastropoden 173, 174.
Operkularapparat der Teleostomen 337, 346, 356.
Ophidia 408—413.
Ophidioceras 194, 195, 197, 198, 204.
— simplex 195.
Ophiuroidea 255, 256, 261, 262, 295—298.
Ophthalmosaurus 386.
Opilionida 102, 133.
Opisthobranchier 180, 182.
Opisthocoele Wirbelform 369.
Opisthostoma, Umkippen des Schalengewindes 175.
Opisthoticum 360, 390.
Oppelia macrotela 211, 212, 229.
— Kielform 228.
— Schalenwachstum 211.
— steraspis 227.
— — vivipar 208.
— Vergleich mit Atlanta 171.
— Konvergenz mit Ceratites semipartitus 224.
Oralia 267.
Orbita 326, 360.
Orbitoiden, als Anwachsstelle von Einzelkorallen 77.
— kurzlebige Formen 57.
Orbitoides stella 51.
— stellata 51.
Orbitolina concava 51.
Orbitolinen, kurzlebige Typen 57.
Orbitolites 51.
Orbitosphenoid 316, 325, 329.
Orbulina, gestachelte Schale 55.
— Schalenform 48, 49.
Ordovician 28.
Oreodontidae 455.
Oreopithecus Bambolii 475.
Organe, Spezialisation 23.
Orgelkoralle 87.
Oriment 23, 361.
Ornithischia 405—408.
Ornithischier 392, 397, 398—402, 405 bis 408, 415.
— Ahnen 367, 392, 400.
— Beckenbau 415.
— Verlust eines selbständigen Tarsus 415.
— Zahnvermehrung 368.
Ornitholestes Hermanni 402, 403, 414.
Ornithorhynchus 430—434.
Ornithosuchus 393.
Oroanalachse der Muschelschale 143.
Orohippus agilis 468.
Orthidae 252.
Orthis 252.
Orthoceras 192, 193, 195—197, 200—203, 205, 206.
— Ähnlichkeit mit Bactrites 223.
— dubium 198, 205.
— Färbung zuweilen erhalten 201.
— regulare 192, 206.
— Sipho 197, 198.
— truncatum 198, 205.
Orthoceratidae 203, 234.
Orthoceren, Konvergenz mit Baculiten 210.
Orthopoda 405.
Orthoptera 135.
Orycteropodidae 452.
Orycteropus 452.
Os bullae 325, 327.
Osculum der Spongiozoa 38, 60, 68.
Osteolepidae 350.
Osteolepis macrolepidotus 350.
Osteologie, vergleichende, des menschlichen Skelettes 317.
Osteostraci 333, 334.
Ostia der Schwämme 61.
Ostracoda 102, 105, 106, 142.
Ostracoden, Kopf reduziert 133.
Ostracoteuthis speciosa 242.
Ostrea, Kalkspatschalen 8, 159.
— Lebenszähigkeit 151.
— Mantelränder getrennt 141.
— mit der rechten Klappe festgewachsen 155.
— Schloßtypus 145.
— semiplana 146.
— ungleichklappig 147.
Ostreiden, Geschichte des Stammes 161. 166.
Ostsee, Kleinheit der Muscheln 151.
Otaria 387.
Otariiden 442.
Otocryptis 393.
Ottern 438.
Ovicellen der Bryozoen 242.
Oxfordien 27.
Oxyaena 439, 440.
Oxyaenidae 439—441.
Oxynoticeras, Abstammung 228.
— Janus 208.
— Lebensweise 218.
— Vergleich mit Atlanta 171.
— oxynotum 208.
Oxyteuthis 235.
Oxyuropoda ligioides 109, 110.

P.

Paarhufer 452—456.
Paarungskämpfe bei Parasuchiern 392.
Pachydiscus Wittekindi 216.
Pachyerisma 165.
Pachygyra 77.
Pachynolophus 469.
Pachyodonta, Riffbewohner 161.
Pachyornis 419.
Pachyostose (der Sirenenknochen) 463.
Pachypodosauria 400, 403, 404.
Paguriden 71, 72.
Paidopithex rhenanus 474, 475, 476.
Palaeanodon 447.
Palaemon 111.
Paläobiologie 13, 16, 18. 33.
Paläobotanische Dokumente, Lückenhaftigkeit 25.
Palaeoconchae 157, 160, 161.
Palaeoctopus Newboldi 233, 240.
Palaeodictyon 100, 101.
Palaeodictyoptera 134, 135.
Palaeodiscus ferox 309.
— Lage von Mund und After 259.
Palaeogammarus sambiensis 110.
Paläogen 27.
Palaeomastodon Beadnelli 459, 463.
Palaeomastodontidae 463.
Palaeoniscidae 353, 354, 355.
Palaeoniscus 353.
Palaeophidae 413.
Palaeophis 413.
Palaeophiura 299.
Palaeophonus Hunteri 125, 126, 130, 132.
Palaeoregularia 310.
Palaeorycteropus Quercyi 452.
Palaeosimia 474.
Palaeospondylus, Erhaltungszustand 8.
Palaeosyops, Molarentypus 425.
Palaeothoracica 106.
Palaeozoische Epoche 28.
Palatinum 316, 317, 360.
— der Knochenfische 329.
Palatoquadratum 329, 338, 339, 340, 364, 411.
Palechinidae 310.
Palechinus elegans 310.
— Körperform 256.
Paleozän 27.
Paliguana Whitei 408, 409.
Palinurus 112.
Palolowurm 97.
Palpusanhänge bei Yoldia limatula 149.
Paludina muriatica, Thermenbewohner 180.
— Schalenbau 173.
Pandinus 125.
Panopaea Astieriana, Siphonalröhren 142.
— glycimeris 162.
— norvegica 164.
— Siphonen 141.
Panorpata 135.
Pantolambda cavirictus 451.
Pantotheria 436.
Panzerfische 291, 333—337.
Papagei, Streptostylie 411.
Papierboot, Brutpflege 231.
Parabelknoten 194.
Parabolina spinulosa 113, 116.
Paracon 423.
Paraconid 426.
Paradoxides 113, 119, 122.
— bohemicus 113.
— Einrollungsvermögen fehlt 119.
Paradoxidesstufe 28.
Parallele Anpassungen 17, 153, 156, 179, 186, 340.
Parapenaeus 111.
Parapithecus Fraasi 473, 474.
Parapophyse 322, 365.
Parasiten, Bohrlöcher in Mesocystis 271.
— der Seelilien 97.
— vorzeitlicher Tiere 13, 36.
Parasitische Protozoen 36.
Parasmilia australis 83.
Parasphenoid 364.
Parastyl 425, 468.
Parasuchia 391, 392.
Paraxonia 462—456.
Paraxonische Carnivoren 441.
Pareiasauridae 372.
Pareiasaurus Baini 371, 372.
Parietalauge 334.
Parietale 316, 325, 360.
— der Knochenfische 329.
Parietalforamen, fehlt bei Lysorophus 366.
Parietalorgan 334.
Parietalsegment des Säugetierschädels 325.
Paroccipitale 360, 390.
Patella 172.
— Haftscheibe 170.
— Lebensweise 171, 178, 180.
— Schalenform 171.
Paterosauridae 366.
Patriocetus Ehrlichi 443, 444.
Pavonina flabelliformis 50.
Pecten, Augen vorhanden 138, 156.
— Fossilisation der Schalen 8, 159.
— jacobaeus 147.
— Kalkspatschalen 8.
— Rippen 148, 248.
— Schwimmvermögen 138, 150.
— ungleichklappig 147.
Pectiniden, Lebensweise 166.
Pectinidae 162, 166, 248.
Pectoralis 346, Fig. 529.
Pectoralscutum 376.
Pectunculus glycimeris 164.
— gleichklappig 147.
— taxodont 158.
Pedicellarien der Seeigel 304, 308.
Pedipalpa 102, 124, 132.
Pedipalpen der Gigantostraken 130.
Pedunculata 107.
Pelagothuria, Lebensweise 315.
— Ludwigi 255, 256, 259, 314, 315.
Pelecypoda 142.
Pelmatozoa, 255—295.
— Systematik 43, 255.
Pelosaurus laticeps 364.

Peltoceras athleta 229.
— Wechsel der Schalenskulptur 177.
Pelycosauria 369, 372, 373, 374.
Pelycosaurier, Wirbelbau 369.
Pemphix Sueuri 388, Fig. 587.
Penaeus 111.
Peneroplis, Lebensweise 55, 56.
— pertusus 46, 47, 51, 53, 55, 5o.
— Schalenstruktur 51, 53.
Pennatula 87.
Pennatulidae 87.
Pentacrinen der Liasschiefer Schwabens 269, 270, 271.
Pentacriniden, leben heute in der Tiefsee 270, 275.
Pentacrinoidea 273, 274, 277—281.
Pentacrinus 269, 270, 271, 276, 279.
— briareus 270, 279.
— Bronni, eine Kreideform 275, 279.
— subangularis 270, 279.
Pentagonaster Mülleri 297.
Pentamera 276.
Pentameracea 252.
Pentamerie der Cystoideen 283.
— — Seeigel 300.
Pentamerus Knighti 248, 252.
— Konvergenz mit Megalodonten 248.
Pentremites Godoni 290.
— sulcatus 289.
Pentremitidae 290.
Peralestes 437.
Peramus 437.
Peraspalax 437.
Perennibranchiater Zustand 364.
Perfektion der Organe 23.
Perforata 46.
Perforate Foraminiferen, Ahnen der imperforaten 46.
Perichordaler Ursprung der Haifischwirbel 338, 343.
Periderm der Hydrozoen 70.
Periostracum der Bivalvenschale 148.
Perioticum 316, 325, 327.
Periprokt der Echinodermen 259.
— — Seeigel 259, 300.
Perisphinctes Lothari 228.
— Schalenskulptur 211, 229.
— scruposus 211, 228.
— Wohnkammerlänge 220.
— Ahnentypus der Aspidoceratiden 230.
Perissodactyla 448, 467—471.
Perissodaktyle Raubtiere 441.
Peristom der Echinodermen 259.
— — Seeigel 300.
Peristomalia 267.
Perittocrinidae 277.
Perittocrinus radiatus 277, 278.
— transitor 274.
Perlmutterschichte der Nautilusschale 190.
— bei fossilen Nautiloideen erhalten 201.
— — Ammoniten erhalten 220.
— der Bivalvenschale 148.
— — Schneckenschale 170.
Perloidea 135.
Perlschnurform der Foraminiferen 48.
Permanente Dentition 426.
Permformation 28.
Perna 10, 167.
— bankbildend 152.
Pernidae 145.
Perniden, Ligamentgruben 145.
Peromedusae 73.
Persistente Typen 57, 106.
Petalocrinidae 278.
Petalocrinus mirabilis 269, 278.
Petalodien 303.
Petaloide Ambulakren 302, 303.
Petrefaktenkunde 33.
Petricola, bohrende Lebensweise 150.
Petrosum 325, 327.
Pfahlwurm 141, 142, 150.
Pfeifenquarzit 98, 99.
Pfeilwurm 315.
Pferd, digitigrad 429.
— Fibula rudimentär 429.
— Fingergelenke mit Laufkielen 428.
— Foramen entepicondyloideum fehlt 429.
— hypsodonte Backenzähne 423.
— Mastoideum kurz 428.
— Prämolaren molarisiert 429.
— Ulna rudimentär 429.
— Unterkiefersymphyse verwachsen 428.
— Zehenreduktion 428.
Pferde, Stammesreihe 22, 420, 467, 468.
Pflanzengallen 265.
Pflanzenreste, Fossilisation in Kalktuffen 4, 9.
Phacopidae 121, 124.
Phacops, Augen 118.
— cephalotes 124.
Phaeodaria 59, 60.
Phalangen 330.
Phalangenformel der Reptilien 370.
— — Rhamphorhynchoidea 395.
Phalangenzahlen der Tetrapoden 362, 370, 376, 380 385, 395, 422.
Phalangeridae 435.
Phaneroglossa 357.
Phaneropleuron Andersoni 352, 353.
— Schädelbau 329.
Phanerozonia 296, 297.
Pharetrones 63, 64.
Phascolestes 437.
Phascolomyidae 436.
Phascolotherium 437.
Phenacodus primaevus 451, 452, 466.
Phillipsia 121, 122, 123.
— gemmulifera 123.
Phlegethontia 366.
Phlegethontiidae 365.
Phocidae 442.
Pholadomya, Wechsel des Lebensortes 164.
Pholas, bohrende Lebensweise 150.
Pholidophoridae 355.
Pholidopleurus typus 355, 356.
Pholidota 448.
Phoronis, Lebensweise 241.
Phoronoidea 43, 241.
Phosphorsäure als Versteinerungsmittel 9.

Phragmoceras 195, 196, 198, 205.
— Broderipi 205.
— callistoma 196.
— Panderi 196.
— Schalenverdickung von außen her 196, 198.
Phragmokon 233, 234, 235.
Phrynosoma 372.
Phylacolaemata 242.
Phyllirhoe, Lebensweise 181.
Phyllocariden 108.
Phylloceras 225, 226.
— heterophyllum 226.
— Lobenlinie 212.
— Nabel 211.
— Nillsoni, Lobenlinie 215.
— phylogenetische Bedeutung 221, 222.
— tortisulcatum 216.
— zetes 211.
Phylloceratidae 225.
Phyllograptus 91, 95.
Phyllopoda 117.
Phyllopoden 105.
— verwandt mit den Trilobiten 112.
Phyllospondyli 364, 367.
Phylogenie 20.
Physoclisti 356.
Physostomi 356.
Phytosauridae 391.
Phytosaurus Kapffii 391, 392.
Pikermitone, Erhaltungszustand der Knochen 9.
Pilgermuscheln s. Pectinidae.
Piloceras 203.
Pilzkorallen, Generationswechsel 76.
Pinacoceras, angustisellat 217.
— Layeri 224.
— Lebensweise 218.
— Konvergenzen 224.
— Metternichi, Lobenlinie 212, 214, 215, 224, 225.
— rascher Aufbau der Septen 214, 219.
Pinacoceratidae 224.
Pinguine 419.
— Bau des Metatarsus 415.
— Flossenform 16.
— Lokomotion 387.
— Schädelnähte 416.
Pinna, Byssus 142.
— Stachelröhren 247.
— squamosa 143.
Pinnipedier 438, 442.
Pinnotheres veterum, Symbiose 142.
Pinnulae der Blastoideen 289.
— — Seelilien 258, 263.
Pinselflosse der Coelacanthiden 351, Fig. 538.
Pipa, Wirbelbau 321.
Pisces 332—356.
— Stellung im System 43.
Pisiforme 330.
Pithecanthropus erectus 475.
Pithecanthropusschichten, Entstehung 4.
Placenta 427.
Placentalia 436—476.
Placenticeras, Ontogenie 217.
Placochelys, Muschelfresser 153.
— placodonta 390, 391.
Placocystites 261.
— Forbesi 293.
Placodontia 390, 391, 397.
Placodus 391.
Placophora 140.
Placopsilina 48.
— cenomana 50.
Plagiaulacidae 431, 435, 437.
Plagiaulax 431, 437.
Plagiodonter Schloßtypus der Bivalven 146.
Plagiostomi 337—345.
Plakoidschuppen 338.
Planktonische Lebensweise 36.
— Gastropoden 180, 181.
Planktonophage Nahrungsweise 427.
Planorbis 186.
— Ähnlichkeit mit Clymenia 222.
— Schalenwachstum 211.
Planorbistypus bei Ammonoideen 222, 226, 227.
Planorbulina acervalis 52.
Plantigrade Säugetiere 429.
Plantigradie, sekundäre 457.
Planularia, Stellung im System 43.
Planulozoa 39.
— Stellung im System 43.
Plastron 376.
Platanista, blind 445.
Platecarpus 412.
Plateosaurus longiceps 403.
Platyceras infundibulum 184.
Platycrinidae 269.
Platycrinus hemisphericus 184.
— symmetricus 269, 270.
Platyhelminthen 6.
Platyhelminthes, Stellung im System 43.
Platyrrhinae 472, 474.
Platysomidae 354.
Plectospongidae 63.
Plesiosauriden 388, 389, 390.
Plesiosaurier, Konvergenzen 387.
Plesiosaurus 387.
Pleuracanthus sessilis 340, 341, 342.
Pleuren der Arthropoden 103.
— — Trilobiten 114.
Pleurocentra 358.
Pleurocentrum inferius 319, 320, 321.
— superius 319, 320, 321.
Pleurocystidae 282, 287.
Pleurocystites 258, 285—287, 291, 293.
— filitextus 287.
Pleurodictyum problematicum 77, 89, 99.
Pleurodira 377, 378, 379, 380.
Pleurodonter Zahntypus 361.
Pleurojulus 133.
Pleuronautilus 204.
— Barrandei 191.
Pleuropterygii 337, 341.
Pleurosauridae 383.
Pleurotergite 115.
Pleurotoma, große Variabilität 177.
Pleurotomaria 173, 182, 183.
— anglica 183.

Pleurotomariidae 173, 183.
Plicigera trigonella 253.
Pliohippus pernix 468.
Pliohyrax 458.
Pliopithecus 474.
Plioplatecarpus 412.
Pliozän 27.
Plistozän 27.
Pluteuslarve der Seeigel 309.
Pneumatophor 92, 93.
Podicipidae 418.
Podocnemis, Schläfendach 408.
— tegaler Schädel 375, 408.
Podocopa 106.
Podokesaurus holyokensis 400, 403.
Poikilosakos petaloides 249.
Polyaxonia 62.
Polybunodonte Molaren 425, 460.
— Proboscidier 460.
Polychaeten 96—102.
Polydaktylie 385.
Polydolopidae 431.
Polylophodonter Molarentypus 425, 460.
Polymastodon taoensis 431.
Polymastodontidae 431.
Polymorphina sororia 52.
Polymorphismus der Bryozoenzellen 242, 243.
Polynemiden, Ventralflossen 347.
Polyodontidae 354.
Polyodontiden, Chorda dorsalis vorhanden 318.
Polypengeneration der Scyphozoen 73.
Polypenstadium der Hydrozoen 69.
Polyphalangie 385.
Polyphylie 417.
Polyplacophora 139, 140.
Polyprotodontier 435, 437, 449.
Polypteriden Ganoinschuppen 350.
Polypterus 351.
— Rippen 322.
— Spiracula 340.
Polystomella, Aufenthaltsort 45, 55.
— crispa 51.
— Schalendicke 47.
— Schalenform 50.
Polythalame Foraminiferen 45.
Polytremacis macrostoma 88.
Pontoporia, Körperform 53.
Porcellanea 46.
Poren der Schwämme 60.
Porenfalten der Cystoideen 283.
Porenfascien 303.
Porenplättchen der Blastoideen 289, 290.
Porenrauten der Cystoideen 283.
— bei Perittocrinus 277, 278 (Fig. 412).
— der Dichoporita 285, 286, 287, 288.
Porensysteme der Cystoideen 282, 283.
Porichthys porosissimus 346.
Porites 84.
Porocrinus 277.
Portlandien 27.
Porzellanschichte der Nautilusschale 190.
— — Schneckenschale 170.
Porzellanschnecken, Resorption der Schale 176.
Porzellanschnecken, Lebensweise 196.
Posidonomya, Ähnlichkeit mit Estheria 105, 106.
— Bronni 169.
— Becheri 169, 170.
— Buchi 169.
Positive Spezialisationen 23.
Postabdomen 131.
Postfossette 425.
Postfrontale 360.
Postoraler Wimperkranz der Trochophora 40.
Postorbitale 360.
Postorbitalfortsatz von Mustelus 339, Fig. 519.
Postpermanente Dentition 426.
Postspleniale 363, Fig. 555.
Posttemporalöffnung 374.
Postzygapophysen 323.
Potamides margaritaceum 185.
Poteriocrinites 278.
Poteriocrinus mit parasitischen Anneliden 97.
Pottwal 445.
— teuthophag 386.
— Zähne einspitzig 429.
— Zahnschmelz verloren 429.
Praearticulare 363, Fig. 555.
Präcoracoid 330.
Praecoronoid 363, Fig. 555.
Praedentale 402.
Praefossette 425.
Praefrontale 360.
Präkambrische Radiolarien 60.
Praekambrium 28.
Prälakteale Dentition 426.
Praemaxillaria 316, 326, 360.
— der Knochenfische 329.
Prämolaren 429.
Praeoperculum 356.
Präoraler Wimperkranz der Trochophora 40.
Praeorbitalöffnung 360, 391, 393.
Praeozeanische Epoche 28.
Praesphenoid 316, 325, 360.
Praezygapophysen 323.
Prestwichia rotunda 128, 130.
Primäre Entwicklungszustände 23.
Primärsepten der Rugosen 80.
Primaten 472—476.
Prismenschalen der Brachiopoden 247.
Primitiver Spezialisationszustand 23.
Primordialcranium der Elasmobranchier 329, 338, 340, 346.
Proatlas 323, 366, 367, 369.
Proboscidea 448, 458—463.
Proboscidier, Gliedmaßen 422, 450.
— Höckerzähne 426, 460.
— Jochzähne 423, 460, 463.
Proboscis der Blastoideen 289.
— — Crinoideen 260, 276, 277.
— — — Funktion 268.
Procarpus 330.
Processus mastoideus Fig. 498, Fig. 499.
— paroccipitalis Fig. 499.
— pectinealis 401.

Processus postglenoidalis Fig. 500, Fig. 503.
— postorbitalis Fig. 501.
— posttympanicus Fig. 503.
— pseudopectinealis 399, Fig. 603; 401.
— spinosi von Mustelus Fig. 519.
— zygomaticus Fig. 498.
Procoele Septen der Nautilusschale 191.
— Wirbelform 369, 394.
Procolophonia 372.
Proctodaeum 40.
Procyonidae 441.
Prodissoconch 148.
Productidae 252, 254.
Productiden, Schalenform 248.
Produktives Karbon 28.
Productus complectens, Stacheln um einen Crinoideenstiel gewunden 246, 247.
— costatus 246.
— Funktion der Schalenstacheln 155, 247.
— Konvergenzen 155.
— longispinus 246.
— systematische Stellung 252.
Proechidna 430.
Proetidae 118, 121, 122.
Progressive Spezialisation 23.
Promachocrinus, Tiefseeform 270.
Proostracum 233, 234, 235.
Propliopithecus 473, 474.
Prorastomus 464.
Prorhipidoglossum 138.
Proscorpius Osborni 125, 126, 132.
Prosipho 216.
Prosiphonata 220.
Prosobranchier 170, 180, 182, 183.
Protanthropus heidelbergensis 475, 476.
Protarsus 330, 415.
Protaspisstadium der Trilobiten 119.
Protegulum der Brachiopoden 246.
Proteidae 357.
Proteocystites flava 285.
Protephemeroidea 135.
Proteroblastus Schmidti 284.
Proterochersis 376, 377.
Proterotheriidae 450, 467.
Prothylacinus patagonicus 435, 437.
Protoblattoidea 135.
Protocaris Marshi 105.
Protoceras, Molarentypus 425.
Protoceratinae 455, 456.
Protocetus atavus 441.
Protocon 423.
Protoconch 192.
Protoconid 423, 426.
Protoconulus 423
Protocrinidae 284.
Protocrinus 282, 284.
— oviformis 285.
Protodonata 135.
Protohemiptera 136
Protolimulus 130.
Protoloph 425.
Protolophid 426.
Protoplasma 36.
Protopodit 104.
Protopterus annectens 351, 352, 353.
Protorosauria 384, 408.
Protorosaurus 384.
Protorthoptera 135.
Protosiren 463, 464.
Protosireninae 464.
Protosphargis veronensis 379.
Protostoma 37.
Protostomia, Mesodermbildung 39.
Protothekodonter Zahntypus 361.
Prototheria 430—434, 437.
Prototherium 464.
Prototroch 40, 179.
Protozoa, System 43.
Protozoen, allgemeine Kennzeichen 36.
Protremata, Systematik 252.
Protrochula 40.
Protungulata 451, 466.
Protylopus Petersoni 455.
Protypotherium australe 465.
Psammornis 418.
Psephophorus 380.
Psettus sebae 348.
Pseudoarea der Brachiopoden 250.
Pseudocentraler Wirbeltypus 319, 321, 358.
Pseudocentrophori 364, 365.
Pseudocentrum 321.
Pseudoceratitische Loben 219.
Pseudocolumella der Korallen 75.
Pseudomonotis 169.
— speluncaria 161.
Pseudomonozyklische Kelchbasis der Crinoideen 266, 267.
Pseudomorphosen nach fossilen Resten 9, 10, 201, 202, 407.
Pseudoplankton 91.
Pseudoplanktonische Lebensweise von Antedon 270.
Pseudopodien 36.
Pseudoscorpionida 102, 124, 132.
Pseudosuchia 392, 393.
— Ahnengruppe der Dinosaurier 392 400.
Pseudotemporalgrube 364.
Pseudotextularia 48, 49.
— globulosa 48.
Pseudothecalia 75.
Pseudotheca der Korallen 75.
Psiloceras abnorme 208.
— Lobenlinie sekundär vereinfacht 216.
— planorbis 211, 217.
— Schalenwachstum 211.
Psittacotherium multifragum 445, 446.
Pteranodon ingens 397.
Pterapophysen 413.
Pteraspidae 333, 334.
Pteraspis Crouchi 333.
Pterichthys Milleri 335.
Pterinea 167, 168, 169.
Pterinea fasciculata 335.
— Fossilisation 158, 159.
— lineata 168, 169.
Pterobranchia, Stellung im System 43.
Pterodactyloidea 395—398.

Pterodactyloidea, Notarium 415.
Pterodactylus 15, 395.
— spectabilis 396.
Pterolepis 332.
Pteropoda 180, 182, 186.
Pteropoden, Lebensweise 180.
Pterosphenus 413.
Pterygoideum 316, 326, 327, 360.
— Funktion bei den Lepidosauriern 411.
Pterygopodium 340, 341, 344.
Pterygotus anglicus 129, 130, 131, 132.
Ptilodus gracilis 431.
Ptychites, angustisellat 217.
— flexuosus 224.
Ptychitidae 224.
Ptychoceras Emericianum 210.
Ptychoparinae 122.
Ptygmatis pseudobruntrutana 185.
Pubis 330, 429.
Pulchelliiden 231.
— sekundäre Vereinfachung der Lobenlinie 216.
Pulmonaten 174, 180, 182, 186.
Pulpa 429.
Pupiden 174.
Purbeck 27.
Purpuriden 175.
Purpurinidae 184.
Purpuroidea carpathica 184.
— subnodosa 177, 184.
Pycnodontidae 355.
Pygalplatten der Schildkröten 376.
Pygalscutum 376.
Pygaster umbrella 311, 312.
Pygidium der Trilobiten 112, 115.
Pygope diphya 250, 253.
Pygostyl 415.
Pygurus rostratus 312, 313.
Pylom 45.
— der Fusulinen 57.
Pyrgoma 104, 107.
— costata 108.
— sessile Lebensweise 155.
Pyrina incisa 311, 312.
Pyrit als Versteinerungsmittel 9.
Pyrotheria 449, 464, 465.
Pyrotherium Sorondoi 464.
Pythonomorphen s. Mosasaurier.

Q.

Quadratojugale 360.
Quadratum 328, 329, 360, 411.
— Reduktion bei den Theriodontiern 328, 380.
Quallen 72, 73.
Quartärformation 27.
Quarz als Versteinerungsmittel 8, 9.
Quastenflosser s. Crossopterygier.
Querblätter des Korallenkelches 75.
Querböden der Korallen 76.
— in der Hippuritenschale 149.
— bei Tamiosoma 107.
Querplatte des Brachiopodenschlosses 252.
Quinqueloculina 50.
— Hauerina 50.

R.

Radiärsepten der Korallen 75.
Radiärtuben der Spongien 61, Fig. 56.
Radiale 330.
Radialia des Crinoideenkelches 266.
— der Haifischflosse 341.
Radien der Echinodermen, Zählung 245, 246.
Radioanale 267.
Radiolaria 36, 46, 58, 59, 60, 90.
Radiolarien, Beziehungen zur Hornsteinbildung 59.
Radiolateralia (von Chirocrinus) Fig. 427.
Radius der Wirbeltiere 330.
— — Echinodermen 245, 246.
Radix der Crinoideenstiele 264.
Radula der Schnecken 153.
Rallen 418.
— flugunfähig geworden 17.
Rami der Crinoideen 263.
Ramiculi 263.
Ramuli 263, 278.
Randplatten der Schildkröten 376.
Rankenfüßer 106—108.
Raspel der Schnecken 153.
Ratitae 417.
Raubbeutler 449.
Raubschnecken 153, 181, 182.
Raubtiere 438—442.
— Brechscherenzähne 422, 424.
— Gliedmaßenbau 441.
— Schlüsselbeine verloren 429.
— verfehlte Anpassungen 439.
— zur aquatischen Lebensweise übergegangen 438, 442.
Rauracien 27.
Reaktionen, unvorteilhafte 24.
Reducta 280.
Reduktion der Körpergröße bei Bivalven 162.
— — Organe 19, 23.
Regeneration bei Asterozoen 296.
— verletzter Schalenteile fossiler Nautiloidea 190, 198.
— — — von Ammoniten 207.
— von Unionenschalen 151, 152.
Regenwürmer 97.
Regionalmetamorphose 74.
Regressive Spezialisation 23.
Reguläre Seeigel 256, 257, 259, 300, 306, 311.
Regulares (Blastoidea) 290.
Reibgebisse 336, 340, 342, 351, 353.
Reißzähne der Säugetiere 422.
Rekonstruktion fossiler Tiere 17.
Remiornis 418.
Remopleurides 115.
Reptantia 110.
Reptilia 367—413.
Reptilien, Gliedmaßenstellung 421.
— Stammgruppe 367.
— Stellung im System 43.
— Umbildung der Schädelknochen 368.
— Wirbeltypus 318—321, 369.
— Zahnersatz unbeschränkt 426.

Requienia 161, 165.
— sessile Lebensweise 155.
Reticulatae (Nummuliten) 58.
Retraktoren des Unterkiefers 365.
Retrosiphonata 220.
Rhabdamminidae 45.
Rhabdoceras, Konvergenzerscheinungen 221.
— Suessi 210, 224.
Rhabdosom 91.
Rhachis der Trilobiten 115.
Rhachitomer Wirbeltypus 319, 320, 358, 359.
Rhachitomi 363, 364, 367.
Rhät 27.
Rhamphorhynchoidea 395—397.
Rhamphorhynchus 15, 395, 396, 397.
— Gemmingi 395.
Rhenocrinidae 278.
Rhenocrinites 278.
Rhenocrinus 278.
— ramosus 271.
Rhina squatina, Wirbelbau 339.
Rhinobatus bugesiacus 341, 342.
Rhinoceros, Molarentypus 425, 426.
Rhinocerotidae 467—470.
Rhiptoglossa 412.
Rhizocorallium jenense 99, 100.
Rhizocrinus, Tiefseeform 270.
Rhizomorina 67.
Rhizopoda, allgemeine Kennzeichen 44.
— Stellung im System 43.
Rhizostoma Cuvieri 72.
Rhodocrinidae 276.
Rhomben der Cystoideen 283.
Rhombifera 283.
Rhynchocephalen 368, 383, 384.
Rhynchocephalier, Wirbelbau 369.
Rhyncholiten 218.
Rhynchonella 253.
— Armgerüst 250.
— Doederleini 247.
— Hohlstacheln 247.
— lacunosa 253, 254.
— Rippen der Schale 248.
— Schalenform 248.
Rhynchonellacea 253, 254.
Rhynchosauridae 384.
Rhynchoten 136.
Rhytina Stelleri 463, 464.
Rhytiodinae 464.
Rhytiodus 464.
Richthofenia 252.
— Lawrenciana, sessile Lebensweise 155.
— Schalenform 248.
Richthofeniidae 252.
Riesenfaultiere 445—447.
Riesengürteltier, Gebiß vermehrt 429.
Riesenhirsch 456.
Rieseninsekten 136, 137.
Riesenkrebse 130.
Riesensagen, Entstehung 32.
Riffkorallen 78, 79, 82, 84.
— Lebensweise 78.
— Konvergenz mit Hippuriten 155, 248.
Riffmuscheln, besitzen dicke Schalen 148, 153, 165.
Rind, digitigrad 429.
— Carpalia zum Teil verschmolzen 428.
— hypsodonte Backenzähne 423.
Ringkanal der Echinodermen 258.
Ringzentren der Holocephalen 343.
Rippen der Wirbeltiere 319, 322, 323.
Rippenbildung bei den Schalen der Brachiopoden 248.
— der Ammonitenschalen 210, 211.
— der rugosen Korallen 76.
Rippenplatten 376.
Rippenquallen, Mundbildung 39.
— Stellung im System 43.
Robben 438, 442, 450.
Robulina calcar 50, 51.
Rochen 337, 342.
— Anpassungstypus 337.
— blinde 118.
— Rippen 319, 322.
Rochentypus 342.
Rodentia 448.
Röhrenquallen 70.
Roßfelder Schichten. Verzerrung der Fossilreste 219.
Rostralschild der Trilobiten 113.
Rostrum der Belemniten 233—241.
— — — gebrochen und wieder verheilt 238, 239.
— — Cirripedier 107.
— Haifische 338, 339.
— — Holocephalen 343, 344.
— — Nahecaris 109.
Rotalia Soldanii 50.
Rote Erde, Fossileinschlüsse 3.
Roter Tiefseeton 56.
Rotliegendes 28.
Ruderfüße 104.
Rudiment 23.
Rudisten 147, 155, 161, 165, 248.
— Formunterschiede beider Klappen 147.
Rückenflossen der Fische 348.
Rückenmark 318.
Rückensaite 318.
Rückenschild 375, 376.
Rückläufige Spezialisation 23.
Rüsseltiere s. Proboscidea.
— Gliedmaßen 422, 450.
— Höckerzähne 426, 460.
— Jochzähne 423, 460, 463.
Rugae (der Rugosen) 76.
Rugosen, Art des Anwachsens 79, 80.
— Querböden in der Unterschale 107, 149.
— Skelettbau 76, 80, 81, 82, 83.
— werden im Perm selten 82.
— Symmetrieverhältnisse 81, 82.
— vorwiegend Einzelkorallen 81.
Rumpfschild der Trilobiten 112, 114.
Rundmäuler 332.
Rundwürmer 96.

S.

Sabellaria alveolata 98, 99.
— spinulosa 99.
Saccocoma 256, 258.
— Lebensweise 281.

Saccocoma tenella 281.
Saccocomidae 281.
Sacrum 330.
Sättel der Ammoniten 212.
— — Nautilusschale 203, 204.
Säugetiere, Chordareste 318.
— fossile, Erhaltungszustand 421.
— Schädelbau 324—328.
— Skelettmerkmale 421, 422.
— Wirbeltypus 318, 319, 320, 321.
— Zähne 421—427.
Säugetierreste auf sekundärer Lagerstätte 12, 13.
Säureausscheidungen bei Schnecken 181.
Sagenocrinidae 280.
Sagenocrinus 269.
— expansus 270, 280.
Sagitta 42, 315.
Sagittoidea, Stellung im System 43.
Sagrina 52.
— striata 53.
Sakralwirbel 323, 330.
Salamander 367.
— Schädelbau 328.
Salamandridae 357, 366, 367.
Salzsümpfe, Fossilisationsvorgänge 4.
Samotherium Boissieri 456.
Sand als Hüllgestein fossiler Reste 7.
Sandkoralle 98, 99.
Santa-Cruz-Schichten, Entstehung 4.
Sao hirsuta, Entwicklungsstufen 122, 123.
Sarcode 45.
Sarmatische Gastropoden, kleine Formen 176.
— Muschelfauna 151.
Sattelgelenke der Vogelwirbel 369.
Saumplättchen der Crinoideen 263.
Saurischia 392, 397, 398—405.
— Abstammung 367, 392, 400.
— opistocoele Wirbel 369.
Sauropoda 403, 404, 405.
— Abstammung 367, 392, 400.
— Gliedmaßenstellung 421.
Sauropterygier 387—397.
— Flossenform 16
— Rippen verdickt 384.
Saxicava arctica 164.
— bohrende Lebensweise 150.
Scaniornis 418.
Scaphites 209, 218, 230.
— Lebensweise 218.
— spiniger 209.
Scaphopoda 140, 141.
Scaphopoden, nur marin 139.
— Schale 137.
— Stellung im System 43.
Scapula 330.
Scaumenacia curta 352, 353.
— Schädelbau 329.
Schaben 135.
Schädelkapsel 324.
Schädellose, Stellung im System 43.
Schädelzapfen bei Pferden 467.
Schale der Brachiopoden 246—252.
— — Mollusken 137, 138.
— — Muscheln 143—149.
Schale der Schnecken 170—178.
— des Nautilus, Aufbau 190—192.
Schalendicke der Gastropoden 176.
Schalenform ist Ausdruck der Funktion 194, 195.
Schalenstacheln, Funktion 154, 155.
Schalenverlust bei Gastropoden und Cephalopoden 178, 179, 231.
Scheibe der Ophiuroideen 297.
Scheibenform der Foraminiferenschalen 51.
Scheibenquallen 72, 73.
Scheidewände der Nautilusschale 191.
Scheitel der Seeigel 259, 300, 301.
Scheitelplatte 40.
Schichten der Bivalvenschale 148.
Schichtenlehre 20, 26.
Schieblaufen 362, 370, 410.
Schienbein 330.
Schienenschuppen 333.
Schiffsbohrwurm, Bohrgänge 142, 150.
— Klappen nicht durch Scharnier verbunden 142.
— lange Siphonen 141, 142.
Schilder der Schildkröten 376.
Schildkröten 367, 368, 371, 374—380.
Schill (Muschelanhäufung am Strande) 158.
Schizodonter Schloßtypus der Bivalven 146.
Schizodus 166.
Schizopoda 102.
Schläfenbrücken 368.
Schläfenfenster 368.
Schläfengruben 368, 374, 375.
Schlängeln 365, 366, 410, 412.
Schlammfressende Muscheln 149.
Schlammschnecken, Mündung 175.
Schlammwühler, erblindet 356. 357.
Schlangen 408—413.
— Schädelbau 411.
Schlangensterne s. Ophiuroidea.
Schleifengerüste der Brachiopoden 253.
Schleimkanäle des Schädeldaches der Stegocephalen 362, 363, 364.
Schließknöchelchen der Clausilien 175.
Schließmuskeln der Brachiopoden 245.
— — Muscheln 143.
Schlitz der Schneckenschalen 173.
Schloß der Bivalven 145.
— — Brachiopoden 252.
Schloßfortsatz der Brachiopoden 252.
Schloßzähne der Bivalven 145.
Schlotheimia 227.
Schlundatmer, Stellung im System 43.
Schlundrohr 39.
Schmarotzende Gastropoden 184.
Schmelz 331.
Schnabeltier 430—434.
Schnabelwale, Herkunft 445.
— teuthophag 386.
Schnecken s. Gastropoden.
Schneckenform der Foraminiferenschalen 50.
Schneidezähne der Säugetiere 422.
Schnepfen 419.

Schotts, Fossilisationsvorgänge 4.
Schreibkreide 14, 44, 56.
Schreitvögel 415, 417.
Schubertella transitoria 58.
Schultergürtel 330.
Schüsselform von Foraminiferen 51.
Schuppen der Knochenfische 338.
— — Acanthodier 344.
Schuppenreihen der Fische, verschiedene Richtung 348, 349.
Schuppentiere 448, 452.
Schuppentier, Kronenfortsatz rudimentär 428.
— zahnlos 429.
Schutzhüllen, der Chorda und des Rückenmarks 318.
Schutzrindenbildung in der Wüste 12.
Schwabens Medusenhaupt 270, 279.
Schwächung der Organe 23.
Schwämme 60—69.
— Abstammung von Flagellatenkolonien 38.
— Stellung im System 43.
Schwalbenfische 234.
Schwanz, bei Vögeln rudimentär 415.
Schwanzfächer der Meerasseln 109.
Schwanzflosse der Fische 348.
Schwanzlurche 357, 366, 367.
Schwanzschild der Trilobiten 112.
Schwanzwirbel 323.
Schwarzer Jura 27.
Schwefelkies als Versteinerungsmittel 9.
Schweine (Suidae) 452, 453.
— polybunodonte Typen 425, 429.
Schwertschwänze 102, 107, 129—132.
Schwimmaktinien 74.
Schwimmblase bei den Coelacanthiden verkalkt 351.
— der Graptolithen 92, 93.
Schwimmorgan von Atlanta 170.
Schwimmvermögen der Muscheln 138, 150.
Schwingklettern 427.
Sclerocrinidae 279.
Scleromochlus Taylori 393.
Sclerosaurus armatus 372.
Scolecida 95.
— Stellung im System 43.
Scoliocystidae 287.
Scolithus 100.
Scolopendra 133.
Scorpionida 102, 124—132.
Scuta der Cirripedier 107.
— — Schildkröten 376.
Scutella 302, 303, 311.
— subrotunda 303.
Scylacosaurus Sclateri 381, 382.
Scyphocriniden 265, 275.
Scyphomedusen, Fossilisation 5.
Scyphozoa 72, 73.
— Stellung im System 43.
Seeanemonen 73, 76.
— beschränkte Bewegungsfreiheit vorhanden 77.
— fossile Reste unbekannt 6.
Seefedern 87.
Seehunde 442.
— Flossenform 16.
Seeigel, Aufenthaltsorte 306—309.
— Feinde der Muscheln 153.
— fossile, als Moränengeschiebe 313.
— Fossilisation der Gehäuse 7, 8, 306, 312.
— geologische Bedeutung 312—314.
— Giftwirkung 308—309.
— in Landdünen gefunden 306.
— Kalkspatrhomboëder im Skelett 312.
— Lebensweise 304, 305, 306, 307, 308.
— Nahrungsweise 307, 308.
— Ontogenie 309.
— Reste, in Quarz verwandelt 9.
— Stacheln, frei von Epidermis 255.
— Systematik und Stammesgeschichte 43, 255, 309—312.
— Wohngruben 306.
Seekatzen 337.
— Rippen 319, 322.
Seekühe s. auch Sirenen.
— Flossenform 16.
— Krallen fehlen 428.
— polybunodont 425.
— Pubis reduziert 429.
Seelilien s. Crinoideen.
Seelilienkalke 271.
Seeohr, Schalenlöcher 172, 173.
Seeschildkröten, Konvergenzen 387.
Seesterne s. Asterozoa u. Asteroidea.
— After rudimentär 259, 260, 295.
— Armzahl 296.
— Feinde der Austern 153.
Seesternform der Foraminiferenschalen 51.
Seewalzen s. auch Holothuroidea.
— Ambulakren 259, 314.
— rudimentäres Hautskelett 255, 314.
Sehnenverknöcherungen 330.
Seitenorgane der Antiarchi 335.
Seitensepten der Rugosen 80.
Seitenzähne der Muscheln 146.
Sekundäre Lagerstätte fossiler Reste 12, 13
Sekundärer Spezialisationszustand 23.
Sekundärsepten der Rugosen 80.
Selachii s. Elasmobranchii.
— typisches Knochengewebe fehlt 337.
Selenodonter Molarentypus 425, 426.
Selenodontia 425, 426, 453, 455, 456.
Sella turcica 326, Fig. 500.
Semidigitigrader Gliedmaßentypus 451, 457.
Semionotidae 354, 355.
Semiplantigrader Gliedmaßentypus 451.
Senon 27.
Sepia 232, 233, 237, 240.
— älteste Reste 240.
— Fangarme 187.
— Flossensäume 233.
— Grabstachel 237.
— Orbignyana 237.
Sepiiden 233.
Sepiola, Muschelfresser 153.
Septen der Ammonitenschale 212.
— — Korallen 75.
— — Nautilusschale 191.

Septen des Brachiopodenschlosses 251.
Septenbildung bei Schnecken 174, 175.
— — Rugosen 149.
— — Cirripediern 107.
— — Spondylus 149.
— — Richthofenia Fig. 218.
Septomaxillare 360, 430.
Sequarien 27.
Serpula 99.
— coralliophila 99.
— spirula 99.
Sesambein (in der Hand von Pterodactylus) 396, Fig. 599.
Sesamodon Browni 381.
Sessile Lebensweise der Bivalven 143, 144, 148—150, 152, 155, 165.
— — — Brachiopoden 248.
— — — Cirripedier 106—108.
— — — Crinoideen und Aufgeben derselben 270—272.
— — — Gastropoden 171, 172, 173, 178, 180, 186.
Seymouria baylorensis 370.
Seymouriidae 370.
Sicula der Graptolithen 91.
Siebplatte 325.
Silicispongia 60, 62, 63, 64, 65.
Siliquaria 172.
Silurformation 28.
Siluridae 117.
Simoceras 229.
Simplifikation der Organe 23.
Sintflutzeugen 32.
Sinuatae (Nummuliten) 58.
Sinupalliata 157.
Sinupalliate Bivalven 145, 154, 157.
Sinus (der Terebratulacea) 253.
Sipho der Ammoniten 207.
— — Gastropoden 173.
— — Nautiloidea 188, 191, 192, 198, 199, 200, 201.
— — Muscheln 141, 145.
Siphonallobus der Ammonitenschale 214.
Siphonaltüte 191.
Siphoneen 55.
Siphonia tulipa 68.
Siphonophoren 71.
Siphonostome Gastropoden 173.
Sipunculoidea 96, 102.
— Stellung im System 43.
Sirenen s. auch Seekühe.
Sirenen, Ahnenreihe 22.
— Konvergenzen mit Pterygotus 132.
— Vergleich mit Lystrosaurus 383.
Sirenia 448, 463, 464.
Sirenidae 357.
Sivapithecus 474.
Sivatheriinae 456.
Sivatherium gigangteum 456.
Skelettbildungen der Korallen 73—90.
Sklerotikalplatten der Ichthyosaurier 386.
Sklerotikalring 360.
— der Vögel 417.
Skorpione 102, 124—132.
— Augen 126.
Skulptur der Ammonitenschalen 210, 211.
— — Gastropodenschalen 177.
— — Muschelschalen 148.
— — Brachiopodenschalen 247, 248.
Skulpturseinkerne 8, 160.
Skyphozoen, Mundbildung 39.
Smilodon neogaeus 440, 442.
Solaster, Körperform 256.
Solen, gleichklappig 147.
— grabende Lebensweise 149, 150.
— Schalenform 156.
Solenogastres 139.
Somatocoel 41.
Soricidae 437.
Spadella 315
Spalacotherium 437.
Spaltfüße der Trilobiten 116.
Spannknochen der Flugsaurier 396, Fig. 599.
Spatangiden 306.
Spatangoidea, Schlammbewohner 308, 311.
Speiche 330.
Spezialisation der Organe 21, 22, 23.
Spezialisationskreuzung 21.
Spezialisierter Zustand eines Organs 23.
Sphäridien der Seeigelschale 304.
Sphaeronidae 285.
Sphenacodontidae 373, 374, 404.
Sphenodon 368, 383, 408.
Sphenodontidae 383.
Spiculae der Spongien 62
— der Alcyonarier 87.
Spinale 336.
Spindel der Schneckenschale 172.
— — Trilobiten 115.
Spindelfalten der Schnecken 175.
Spindelform der Foraminiferenschalen 51.
Spinnen 102, 124, 129, 132, 133.
Spinosauridae 404.
Spiracula 339, 340.
— bei den Teleostomen rudimentär 340.
— der Elasmobranchier 339.
Spiraculum der Blastoideen 290.
Spiraldrehung bei Bohrmuscheln 150, 151
Spiralgerüste der Brachiopoden 253.
Spiralorgan von Helicoprion 343.
Spiralrollung des Crinoideendarmes 260.
Spirifer striatus 253.
— sessile Lebensweise 155.
Spiriferacea 253, 254.
Spiriferiden, Schalenform 155, 247.
— zum Teil stiellos geworden 248.
Spirillina 48.
Spiroceras 230.
— bifurcatum 208.
Spirodomus insignis 150, 151.
Spirolina austriaca 53, 178.
Spiroloculina exclavata 50.
Spiroplecta 47.
— annectens 48.
— Konvergenzerscheinungen 178.
Spirula australis 232.
— Schale vom Mantel umschlossen 179.
Spiruli 263.

Spirulirostra Bellardii 240, 241.
Spitzmäuse 437.
Spleniale 360.
Spondyliden, Funktion der Stacheln 246.
Spondylium (des Brachiopodenschlosses) 252.
Spondylus crassicostatus 155.
— Funktion der Schalenstacheln 246.
— isodonter Schloßtypus 146.
— Konvergenzen 155.
— mit der rechten Klappe festgewachsen 155.
— Querböden in der Schale 149.
— Schalenskulptur 148.
— ungleichklappig 147.
Spongiaria, allgemeine Kennzeichen 60.
— fossile 64, 65.
— Stellung im System 43.
Spongien 60—69.
— Beziehungen zur Hornsteinbildung 64.
— geologisches Vorkommen 64, 65.
— Lebensweise 65, 66.
— Riffbildner 65.
— Verlust der Bewegungsfreiheit 138.
Spongillidae 66.
Spongin 62, 63.
Spongiozoa 60—69.
— Stellung im System 43.
Sporozoa, Stellung im System 43.
Springbein der Vögel 415.
Springmaus 427.
Springvermögen von Cardium 142, 150.
— — Strombus 170.
Spritzlöcher der Elasmobranchier 339.
Sprossungsgürtel der Trilobiten 121.
Sprunghafte Entwicklung 24.
Spumellaria 59.
Squaloceti 443, 444.
Squalodon bariensis 444, 445.
Squaloraja polyspondyla 343, 344.
Squamata 408—413.
Squamosum 316, 327, 360.
Squilla 111.
Stachelhäuter s. Echinodermen.
Stachelhals (eines Seeigelstachels) 304.
Stacheln der Brachiopodenschalen, Funktion 246, 247, 248.
— — Ammoniten 210.
— — Seeigel 304, 305.
— von Molluskenschalen 154, 155, 177, 210.
Stärke der Bivalvenschalen 148.
Stammbaumquerschnitte 30.
Stammesgeschichte der Ammonoidea 220, 221, 222.
— — Amphibien 356, 357.
— — Arachnomorpha 124—128.
— — Asterozoa 295—297.
— — Carpoideen 291, 292.
— — Crinoideen 272—274.
— — Echinozoa 309—312.
— — Gastropoden 182, 183.
— — Insekten 134, 135.
— — Knochenfische 346—350, 351 bis 356.
Stammesgeschichte der Muscheln 156 bis 158.
— — Pseudosuchia 392. 393, 398.
— — Reptilien 367—369.
— — Sauropterygier 387, 388.
— — Schildkröten 374, 377, 379, 380.
— — Trilobiten 120—122.
— historische Dokumente derselben 20.
Stammgruppe der Mollusken 138.
— — Reptilien 369—372.
Standortsformen von Limnaea stagnalis 178.
Stapes 327.
Staurocephalus Murchisoni 124.
Stauromedusae 73.
Steckmuschel, Byssus 142, 143.
Stecknadeltypen der Spongien 69.
Stegaler Schädeltypus 363, 368, 374, 375.
Stegocephalen 357—367.
— Bezahnung 351, 360, 361.
— Carpus und Tarsus 361, 362.
— Infrazygapophysen 324, 365, 366.
— Schädelbau 324, 328, 329, 359, 360, 410.
— Schieblaufen 362, 409, 410.
— Verwandtschaft mit den Quastenflossern 357.
— Wirbelbau 358, 359.
Stegosauridae 407.
Stegosaurus, Beckenbau 399.
— ungulatus 405, 406, 407.
Steigbügel 327.
Steigerung der Anpassungen 24.
— — Spezialisation 23.
Steinkanal der Seesterne 259.
Steinkerne 7.
Steinkohle als Umwandlungsprodukt fossiler Tierreste 8.
Steinkohlen, Fossilisationsvorgänge 4.
Steinkohlenformation 28.
Steinkorallen 83.
Steißfüße 418.
Stellersche Seekuh 463, 464.
— — Gebiß verloren 429.
Stelzvögel 418, 419.
Stenodictya lobata 134.
Stenopterygius quadriscissus 385, 386.
Stenoteuthis Bartrami 234.
Stenotherme Organismen 78.
Stephanoblatta Fayoli 135.
Stephanoceras. Ahnenform der Cosmoceratidae 230.
— coronatum 228.
— Embryonalkammer 216.
Stephanoceratidae 221, 228.
Stephanophyllia elegans 85, 86.
Steppenfaunen, fossile 25.
Steppenstaub, Fossilisationsvorgänge 3.
Sterbeplätze vorzeitlicher Tiere 13.
Stereognathus 437.
Stereospondyler Wirbeltypus 319, 320, 358, 359.
Stereosternum tumidum 384.
Stereothek der Cystoideen 282.
Sternfalten des Seelilienskelettes 255, 263.
Sternit 103.

Sternkorallen 84, 85.
Sternum, bei Hesperornis ungekielt 416, 418.
— der Skorpione 130.
Stichocystis geometrica 282.
Stiel der Brachiopoden 244.
— — Crinoideen 264.
Stielaugen, Anpassung an lichtarmes Leben 118.
— bei Dibranchiaten 234.
— — Trilobiten 116, 117, 118.
Stielglieder der Crinoideen 263.
Stiellänge der Pentacrinen 270.
Stielmuskeln der Brachiopoden 246.
Stielöffnungen der Brachiopoden 250.
Stielverschlußplatten der Brachiopoden 250, 251.
Stigmen der Skorpione 126.
Stirnlappen der Trilobiten 114.
Stockbildung bei Foraminiferen 52.
— — Hydrozoen 70.
— — Korallen 77, 81.
— — Rugosen 81.
— — Spongien 61.
Stör, Wirbelbau 318, 319.
Störe 354.
Stolonen der Bryozoen 242.
Stoloteuthis 234.
Stomadaeum 39, 40.
Stomatopoda 102, 111.
Stomatopora granulata 243.
— longiscata 243.
Strandläufer 418.
Stratigraphie 20, 26.
Strauße 416.
Strepsidura, Septenbildung 175.
Streptelasma europaeum 82.
— profundum 81.
Streptis, Schalenform 248.
Streptostylie 411.
Striatae (Nummuliten) 58.
Stringocephalus Burtini 251, 254.
Stromatocystites pentagularis 294, 295.
Stromatopora tuberculata 72.
Stromatoporida 71, 72.
Strombus, Färbung fossiler Gehäuse 10.
— Funktion des Fußes 170
Strongylocentrotus lividus, Wanderungen 306, 308.
— — Wohngruben 306.
Strontiumkristalle im Zentralkern der Radiolarien 60.
Strophomenacea 252, 254.
Strophomenidae 252.
Strophomeniden, Schalenform 248.
Strotocrinus regalis 184.
Strudelapparate der Echinodermen 259.
Stützpfeiler der Clypeastriden 311, 312.
Stufenreihen 21, 22.
Stufen, geologische 27.
Styloconus 291, 292.
Stylodon 437.
Stylohyale 316, 327.
Styloid 291, 292.
Stylonurus lacoanus 129, 130, 131.
Stylophoridae 87.
Submarginalscutum 376.
Suecocerastypus 199.
Süßwassermuscheln, zuweilen bankbildend 152.
Süßwasserschnecken, Merkmale 175, 176, 177, 178, 180, 183.
Süßwasserseen, Fossilisationsvorgänge 4, 5.
Süßwasserspongien 66.
Suidae 453.
Suider Molarentypus 460.
Sumatrina 58.
Sumpfschildkröten 379.
Supraangulare 360.
Suprabasidorsalia 319.
Supradorsalia 343.
Supramaxillare 316, 326, 360.
— der Knochenfische 329.
Supraoccipitale 316, 325, 360.
— der Knochenfische 329.
Supraorbitale 410.
Supratemporale 360.
Suturen der Cephalopodenschalen 203, 204, 212—216.
— — Trilobiten 113.
Syconidae 61, 68.
Syconstadium 61.
Symbiosen vorzeitlicher Tiere 13, 71, 72.
— zwischen Einsiedlerkrebsen und Hydractinien 51, 71, 72.
— — Pinna und Pinnotheres 142.
— — Madreporariern und Algen 84.
Symmetrieverhältnisse der Echinodermen 256, 257, 258.
Symphyse (des Unterkiefers) 411.
Synaptidae 315.
Syncarida 102.
Synchirocrinus anglicus 280, 281.
— bilateral symmetrisch 257, 281.
Syndeltarium 251.
Syndyoceras 455.
Synodontis 117.
Syracosphaera pulchra 44.
Syringopora 89.
— cancellata 90.
Syringoporidae 89
Syrinx von Stringocephalus 251, 254.
Systematik 30.
System des Tierreiches 43.

T.

Tabulae der Korallen 76, 88.
Tabulare 360.
Tabulata 87, 88, 89, 90.
Taeniodonta 445.
Talon 424.
Talonid 426.
Talpidae 437.
Tamiosoma gregaria 107, 108.
— sessile Lebensweise 155.
Tangwälder, submarine, Schneckenfauna 181.
Taonius 232
Tapire 25, 467, 468.
— geographische Verbreitung 25.
— Jochzähne 425.

Tapiroider Molarentypus 460.
Tapirulus hyracinus 454, 455.
Tapirus, Molarentypus 425, 460.
Taranteln 132.
Tarantulidae 132.
Tarsalia 330.
Tarsalphalangen 330.
Tarsius 473.
— Bipedie 401.
— spectrum 399.
— Verlängerung zweier Tarsalknochen 415.
Tarsometatarsus 415, 417.
Tarsus 330, 422.
Tastorgane der Seeigel 304.
Tastpolypen der Hydrozoen 70.
Taucher 418.
Tausendfüßer 102, 133.
Taxocrinites 280.
Taxodonta, zuerst im Kambrium 160.
Taxodonter Schloßtypus der Bivalven 145, 157, 160, 168.
Tegaler Schädeltypus 375.
Tegmen 267.
Tegmentum (des (Chitonenpanzers) 140.
Teilung der Korallenkelche 77.
tektospondyler Wirbeltypus 339.
Teleoceras, Molarentypus 425.
Teleoplacophora 140.
Teleosauridae 393, 394, 395.
Teleostei 345, 356.
Teleostomen, Abstammung 328.
— Flossen 331, 346, 350.
— Kiemendeckel 354.
— Lebensweise 345, 346.
— Rippen 319, 322.
— Schädelknochen 329, 346.
— Terminalflosse 346—350.
— Terminologie der Skelettelemente 329.
— Wirbelbau 346.
Teleostomi 345—356.
Teleskopaugen 118.
Tellina, von Natica verfolgt 153.
Telotremata, Systematik 252.
Telson (von Limulus) 128, 131.
Tempo der phylogenetischen Entwicklung 24.
Temporalgruben 360, 368.
— obere, bei Diatryma 419.
Tentaculata 240—255.
— Stellung im System 43.
Tentakel der Bryozoen 242.
— — Echinodermen 258.
— — Endocochlia 232, 233.
— — Korallen 74.
— — Scaphopoden 140.
Tentorium 326.
Terebella magna 99.
Terebelliden, agglutinierende 99.
Terebratellidae 253.
Terebratula 253.
— cimex, Farbenstreifen erhalten 10.
— Hoernesi 255.
— subsella 253.
Terebratulacea 248, 253, 254.
— Armgerüst 252, 253.
Terebratulacea, Faltenbildungen der Schale 248, 253.
Terebratulidae 253.
Terebrirostra, sessile Lebensweise 155.
Teredo navalis, Bohrgänge 142, 150.
— — lange Siphonen 141, 142.
— — Reduktion des Schlosses 142, 153.
Terga (der Cirripedier) 107.
Tergit 103.
Terminale Mundstellung der Ichthyotomen 342.
Terminalflosse der Cephalopoden 232, 233, 236.
— — Teleostomen 348.
Terra rossa, Fossileinschlüsse 3.
Tertiärformation 27.
Testicardines 251, 252, 254.
Testudinidae 377.
Tethyodea, Stellung im System 43.
Tethys (Gastropode) 181.
— (Meer) 225.
Tetrabranchiata (Cephalopoda) 187, 188.
— (vierkiemige Muscheln) 157.
Tetracladina 68.
Tetraclaenodon puercensis 451.
Tetractinellida 62, 65.
Tetragraptus Bigsbyi 91, 95.
— fruticosus 92.
Tetrakorallen 79.
Tetramera 275.
Tetrameroceras 205.
Tetrapoden 329.
— Rippen 322.
Tetraxonia 62, 65, 66, 67.
Teuthophage Nahrungsweise 386.
Textularia 47, 48, 52, 53, 56.
— konvergenter Schalentypus 47, 48, 49, 53.
— Mariae 47.
Thalassemys marina 377, 379, 380.
Thalattosauria 409.
Thalattosaurus Alexandrae 409, 410.
Thaliacea, Stellung im System 43.
Thaumatosaurus victor 389.
Theca der Cystoideen 282.
— — Korallen 75.
Thecidiidae 252.
Thecidiiden, Schalenform 248.
Thecocystites sacculus 294, 295.
Thecoidea 255, 258, 294, 295.
— Struktur der Kelchplatten 282.
— Symmetrieverhältnisse 261, 294, 295.
— System 294.
Thecosmilia clathrata 84, 86.
Thecosmiliariffe der Triasformation 78.
Thecosomata 186.
Theka der Echinodermen 260.
Theken der Graptolithen 91.
Thekodonter Zahntypus 361.
Thelodus scoticus 332, 333.
Theriodontier 328, 380—383.
— zweiköpfiger Hinterhauptscondylus 360.
Thermenschnecken 180.
Therocephalia 380—383.

Therocephalier, Säugetierähnlichkeit 328, 367, 380, 382, 420, 421.
Theropoda 399, 400, 403, 404.
Theropoden, Abstammung 398.
— Handbau vogelartig 414.
— Verlust eines selbständigen Tarsus 415.
Thescelosaurus, Beckenbau 399.
Thoatherium crepidatum 467.
Thoracopterus Niederristi 355, 357.
Thorakale Stellung der Ventralflossen 346, 347.
Thorakalwirbel 323.
Thorax der Arthropoden 103, 112, 114.
— — Knochenfische 347.
— — Wirbeltiere 322.
Thunfisch, Anpassungstypus 53.
Thylacocrinus 276.
— Vannioti 278.
Thylacoleo carnifex 435, 436.
Thynnus, Körperform 53.
Thyrohyale 316, 327.
Tiaracrinus 286.
Tiarechinus, Körperform 256.
Tibia 330.
Tibiale 330.
Tibiotarsus 415, 417.
Tiefsee, Asyl der Seelilien in der Gegenwart 270.
Tiefseefische, blinde 118.
— macruriforme 335.
Tiefseekrebse, Augen 116, 117, 118, 119.
Tiefseeton, obere Grenze 56.
Tiergeographie 19, 25.
Tillotheriidae 438.
Timorocrinidae 278.
Timorocrinus mirabilis 278, 279.
Tintenbeutel der Dibranchiaten, fossil erhalten 6, 240.
Tintenfische 232.
Tintinniden 60.
Tissotia Fourneli 230, 231.
— Lebensweise 219.
— sekundäre Vereinfachung der Lobenlinie 216, 219.
Titanensagen, Entstehung 31.
Titanichthys 337.
Titanotheriidae 467, 471.
Tithon 27.
Tityus eogenus 132.
Todesort vorzeitlicher Tiere 14.
Tolypeutes, Sacrum 428.
Torflager, mit Fossilresten 4.
Torpedotypus 387.
— konvergent entstanden 53.
Torynocrinus granulatus 268, 279, 280.
Toxodon 465.
Toxodontia 465, 466.
Toxopneustes droebachensis 301.
Trachelosauridae 388.
Trachelosaurus Fischeri 388.
Trachodon, Beckenbau 399.
— mirabilis 399, 406, 407, 408.
— „Mumien“ 10, 407.
— Zahnzahl 368, 369, 406, 407.
Trachyceras Aon 225.
Trachyceras, latisellat 217.
Trachymedusen 71.
Trachyostraca 220.
Träger der Rückenflossen 335.
Tragulus 455.
Tragulidae 455.
Transversum 360.
Traversenschädel der Lepidosauria 410, 411.
Treibholz von Teredo durchbohrt 142, 150.
Treibhölzer, von Pentacrinen bewachsen 272.
Tremadictyon reticulatum 66.
Tremadoc 28.
Trematraspidae 333, 334.
Trematraspis Schrencki 333, 334.
Trematops Milleri 361.
— Tarsus 361.
Trepostomata 243.
Triarthrus Becki 122, 123.
Triasformation 27
Triassochelys dux 374, 375.
Triaxonia 62, 65, 66, 67.
Tribelesodon 397.
Tribolodon 420.
Triceratops, Beckenbau 399.
— prorsus 405, 406, 408.
Trichechidae 442.
Trichter der Ammoniten 207.
— — Cephalopoden, Funktion 138.
— von Nautilus, Funktion 189.
Triconodon 437.
Triconodonter Zahntypus 423.
Triconodontidae 437.
Trigeminusloch von Mustelus 339.
Triglyphus 420, 430.
Trigon der Säugetierzähne 423.
Trigonella Fleuriausa 253.
Trigonia costata 166.
— geologische Verbreitung 29, 30, 165, 166.
— Herzogi 147.
— interlaevigata 166.
— navis 166.
— schizodont 146.
Trigonid 423, 426.
Trigoniiden 146, 147, 161, 162, 165, 166.
Trilobita 102, 103, 111—124.
Trilobiten, Augen 115—119, 120, 122, 123, 124.
— Bau des Panzers 112—116.
— Fossilisation 5.
— Konvergenzen mit den Asseln 117.
— Lebensweise 117.
— Stammesgeschichte 120, 121.
Triloculina gibba 50.
Trimerorhachidae 363.
Trimerorhachis 359, 360, 363, 364, 367.
— Alleni 363.
— insignis 359, 360.
trinodose Ceratiten 223.
Trinucleidae 121, 122.
Trinucleus 113, 116, 117, 118, 119, 120, 122.
— blind 119, 120.

Trinucleus concentricus 114.
— Goldfussi 117.
— kleine Augen im Jugendzustand vorhanden 119.
Trionychoidea 380.
— Phalangenzahlen 376.
Trionyx 380.
Triseriale Foraminiferentypen 47.
Tritoniiden 175.
— Nahrungsweise 182.
Trituberkulartheorie 423, 424.
Tritylodon 420.
— longaevus 430.
Trivium der Holothurien 259, 314.
Trochanter tertius 468.
Trochitenkalke 271.
Trochoceras 195.
— optatum 193, 204.
Trochocyathus vindobonensis 79.
Trochocystidae 292.
Trochocystites 292.
— Mund und After getrennt 261.
Trochocystoides parvus 292.
Trochophoralarve 40, 138, 179, 180, 241.
Trochus, Muschelfresser 153.
— Operculum 174.
Trommelfell 327.
Tropenschnecken, Größe 176.
— Merkmale 176, 180.
Tropites, latisellat 216, 217.
Tropitidae 225.
Trygon, Muschelfresser 153.
Tuberculum costae 322.
Tubicola 96.
Tubikole Anneliden 96—102.
Tubipora 87.
Tubularien 71, 72.
Tuffe, vulkanische, mit Fossileinschlüssen 3, 4, 7.
Tunicata, Stellung im System 43.
Turbata 280.
Turbinolidae 84, 86.
Turbonilla Euterpe 171, 172.
Turmschnecke, Konvergenz 208.
Turon 27.
Turrilepas Wrighti 107.
Turrilites 208, 209, 226.
— costatus 213.
— Komotai 209.
— Lebensweise 218.
— Schalenform 208, 209.
Turritella 31, 208.
Tylosaurus dyspelor 411, 412.
Tympanicum 316, 327.
Tympanohyale 316, 327.
Typhlonarce, blind 118.
Typhloproetus, blind 118.
Typica 279.
Typotheria 465.
Tyrannosaurus rex 404.

U.

Udenodon 383.
Uintacrinidae 279.
Uintacrinus, Lage von Mund und After 260.
Uintacrinus, massenhaftes Vorkommen 275, Fig. 415.
— planktonische Lebensweise 256, 272, 279.
— socialis 280.
Uintatherium 457.
Ulna 330.
— rudimentär 422.
Ulnare 330.
Umgänge der Schneckenschalen 172.
Unciforme 422.
Uncites, stiellos geworden 251.
Undina acutidens 351.
ungeschlechtliche Generation bei Hydrozoen 69.
— Verschmelzung bei Foraminiferen 53.
— — — Korallen 76, 77, 85, 86.
Ungleichklappige Muscheln 147.
Ungulata 448—471.
Ungulaten, Schlüsselbein verloren 429.
Unio batavus 152.
— Einzelleben 152.
— gleichklappig 147.
— Durchscheuerung der Wirbel 151, 152.
— Konvergenzen 154.
— Kriechspuren 149, 151, 152.
— Lebenszähigkeit 151.
Unionen, massenhafte Anhäufung von Schalen 152.
Unioniden, stammen von Aviculiden ab 152.
Unpaarhufer 448, 467—471.
Unterarm 330.
Unterkiefer 324, 421.
— Reduktion seiner Elemente bei den Theriodontiern 328, 380.
Unterkörper der Gastropoden 170.
Unterschenkel 330.
Unterstufen, geologische 27.
Uralichas Ribeiroi 119.
Urda rostrata 109.
Urdaidae 109.
Urdarm 37.
Urmund 37.
Urodela 357, 366, 367.
Urodelen, Schädel 328.
— Wirbelbau 321.
Uronemus lobatus 352, 353.
Ursäugetiere 430—434.
Ursidae 441, 442
Urskorpione 132.
Ursus arctos 440.
— spelaeus 440, 441.
Urwale 441, 442, 443.
Urzeit der Erdgeschichte 27.
Uvigerina 52.

V.

Valanginien 27.
Valenciennesia 178, 186.
— Kiseljaki 186.
— limnaeoidea 186.
Valvulina 52.
Vampyroteuthis 233.
Varaniden, Ahnen der Mosasaurier 409, 412.

Varanosaurus acutirostris 374.
Varanus monitor 410.
Vektakel der Echinodermen 259.
Veligerlarve der Schnecken 179, 180.
Veligerstadium, fehlt bei den Pulmonaten 180.
Velum der Schneckenlarve 179, 180.
Ventrale Arcualia 319.
Ventralflossen, Verlust derselben 347.
— sekundär abdominal 347.
Ventralis 346, Fig. 531.
Ventralrippen 319, 322, 323.
Ventralschild (Pterapsis) 334.
Venus Haidingeri 144.
— von Natica verfolgt 153.
Verdrängungspseudomorphosen 9, 10.
Verdrückung fossiler Reste 11.
Verfehlte Anpassungen 24.
Vergrößerung der Organe 23.
Verjüngung bei Korallenkelchen 77.
Verkleinerung der Organe 23.
Verkümmerung 23.
Verletzungen fossiler Tiere 190, 207, 391, 392.
Vermehrung der Organe 23.
Vermetiden, Septenbildung 174.
Vermetus arenarius 171, 172.
— Konvergenz mit Nipponites 178, 208.
— Lebensweise 178.
— Schalenform 171, 180.
Verringerung der Organe 23.
Verruculina 62, 67.
— aurita 68.
Verschlußstücke der Ammonitenschale 207.
Verstärkung der Organe 23.
Versteinerung 7, 8, 9.
Vertebralscutum 376.
Vertebrata 315—476.
— Stellung im System 43.
— Terminologie der Skelettelemente 315 bis 332.
Verwitterung fossiler Reste 12.
Vestibulum der Bryozoen 243.
Vibracularien der Bryozoen 242.
Vielachser (Spongien) 62.
Vierachser (Spongien) 62, 63, 65, 66, 67.
Vierkiemer (Cephalopoda) 187, 188.
Vioa 12, 69, 70.
Vipern, fossile 413.
Virgatites 229.
Virgatoide Ammonitentypen 211.
Virgula 91.
Virtus formativa 32.
Vis plastica 32.
Viszeralbogen der Haifische 339, 340.
Vitrocalcarea 46.
Viverravinae 441.
Viverridae 441.
Vivianit als Versteinerungsmittel 9.
Vivipara, Schalenskulptur 177.
Viviparen, große Variabilität 177.
Viviparität der Ammoniten 208.
Vögel 413—419.
— Abstammung 392, 398, 399, 415.
— Beckenbau 400, 401, 415.
Vögel, Lebensweise ihrer Vorfahren 367.
— Sattelgelenke 369.
— Wirbeltypus 318—321.
Vogelfedern, Fossilisation 4, 418.
Vola quadricostata 155.
Volatypus der Pectiniden 155.
Volborthella 198, 200, 202.
Volutiden 175.
Vomer 316, 326, 360.
— der Knochenfische 329.
Vorderdarm 40.
Vorderextremität 330.
Vorderjoch 425.
Vorderkiemer 170, 180, 182.
Vulkane, Aschenausbrüche 3.
Vulpavus 441.
— profectus 439.

W.

Wabenwerk der Fusulinen 57.
Wadenbein 330.
Waldheimiidae 253.
Wale 438, 441, 445, 450.
— Ahnenreihe 22.
— Bulla tympani 428.
— Flossenform 16.
— Halswirbel oft verschmolzen 428.
— Jochbogen rudimentär 427.
— Konvergenzen 385, 387.
— Krallen fehlen 428.
— Pubis reduziert 429.
— Phalangen vermehrt 422.
— Schlüsselbein verloren 429.
Wallriff, australisches 78.
Walrosse 442.
Walroß, Zähne als Waffen 429.
Wangen der Trilobiten 112.
Warzen der Seeigelgehäuse 304.
Waschbären 441.
Washakieformation, Tuffe 4.
Wasserflöhe 104, 105.
Wasserwanzen, in den Plattenkalken Bayerns 15.
Watvögel 419.
Wealden 27.
Weberknechte 133.
Weberspinnen 133.
Wehrpersonen der Bryozoen 242.
Wehrpolypen der Graptolithen 93.
— — Hydrozoen 70.
Weichtiere, Stellung im System 43.
Weinbergschnecke 174.
Weiße Koralle 88.
Weißer Jura 27.
Wirbel, ein physiologischer Begriff 317, 319.
— (der Muschelschalen) 143.
— der Reptilien 369.
— — Säugetiere, Durchtrittsstelle der Chorda dorsalis 318.
Wirbelformen der Krokodile 394.
Wirbelkörper 317.
Wirbelringe 318.
Wirbeltiere 315—476.
— Stellung im System 43.

Wirbelzentrum 317.
Wohngebiete der Brachiopoden 254, 255.
Wohngruben der Cidariden 306.
Wohnkammer der Ammonitenschale 206.
Wohnkammerlänge der Ammoniten 220.
Wohnorte vorzeitlicher Tiere 13, 14.
Wolf, Gebiß 439.
— Nahrungsweise 427.
Wolgastufe, Erhaltungszustand der Ammoniten 220.
Wollhaariges Nashorn 468, 469, 470
Wombate 436.
Würmer 95.
— Systematik 43.
Wüste, Zerstörung fossiler Reste 12.
Wüstenschnecken, dicke Schalen 176.
Wurmschnecke 171.
Wurzel der Crinoideenstiele 264.
Wurzeln, zersprengen fossile Reste 12.

X.

Xenarthra 445.
Xiphiplastron 376.
Xiphodontidae 455.
Xiphosuren 102, 127, 129—132.

Y.

Yoldia, taxodont 158.
— arctica 164.
— limatula, Schlammfresser 149.
Yoldiameer 164.

Z.

Zähne des Bivalvenschlosses 145.
— — Brachiopodenschlosses 251.
— der Säugetiere 421—427.
— — fossilen Vögel 415, 417, 418.
— — Schneckenschale 175.
— — Wirbeltiere 331.
Zahnersatz bei den Säugetieren 426.
Zahnformel der Plazentalier 429.
Zahngenerationen 426.
Zahngruben des Brachiopodenschlosses 251.
Zahnkrone 331.
Zahnrinnen 361.
Zahnstacheln der Edestiden 342, 343.
Zaphrentidae 82.
Zechstein 28.
Zehenknöchel 330.
Zeiträume der Erdgeschichte 27, 28.
Zellafter 36.
Zellhülle 36.
Zellmund 36.
Zement 331.
Zerrung fossiler Reste 11, 219, 220.
Zerstörung der Tierleichen 1, 2.
— fossiler Reste 11.
Zeuglodon Osiris 442, 444.
Zibethkatzen 441.
Zitzenzähner (Mastodon) 460.
Zoantharia 73—87.
— Lebensweise 77, 78, 79, 80.
Zoelestinkristalle im Zentralkern von Radiolarien 60.
Zonen, geologische 27.
Zooidröhren 70.
Zopfformen der Foraminiferenschalen 47, 49, 53.
Zopfplatten 101.
Zungenbeinapparat 324, 327.
Zungenbeinbogen der Haifische 339, 340.
Zweikiemer (Cephalopoda) 187—189, 195, 231—240.
Zwergformen bei Muscheln 151, 162, 163.
Zwerghirsche (Tragulidae) 455.
Zwischenhöcker der Säugetiermolaren 424, 426.
Zwischenskelett der Foraminiferenschalen 46.
Zwischenwirbel 320.
Zwitter bei Korallen 76.
Zygantrum 324.
— der Schlangen 413.
Zygocrinidae 291.
Zygocrinus Benniei 291.
— stiellos 283.
Zygoneura 95.
— Mesodermbildung 39.
— Stellung im System 41, 42, 43.
Zygosphen 323.
— der Schlangen 413.
Zyklen der Madreporariersepten 83.
Zyklopensagen, Entstehung 31.
Zyklospondyler Wirbeltypus 339.

Othenio Abel

Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Mit 507 Abbildungen im Text und 1 farb. Tafelbild. VIII, 643 S. gr. 8° 1922 Gmk 11.—, geb. 13.50

Inhalt: 1. In der Lößsteppe von Krems in Niederösterreich. — 2. In der Buschsteppe von Pikermi in Attika zur unteren Pliozänzeit. — 3. Landschaft und Tierleben des Wiener Beckens in der mittleren Miozänzeit. — 4. Am Bridgersee zwischen den Vulkanen von Wyoming in der mittleren Eozänzeit. — 5. Das Niobrarameer der oberen Kreideformation Nordamerikas. — 6. In den Sumpfwäldern Belgiens zur unteren Kreidezeit. — 7. Das Tierleben am Atlantosaurusstrome in Nordamerika und am Tendagurudelta in Ostafrika während der unteren Kreidezeit und oberen Jurazeit. — 8. Am Strande von Solnhofen in Bayern in der Oberjurazeit. — 9. In der Holzmadener Bucht des süddeutschen Liasmeeres. — 10. In den Wüstengebieten der südamerikanischen Karroo zur Permzeit. — Sachregister. — Autorenregister.

Neues Wiener Abendblatt, 2. März 1923: Es ist eines der anregendsten Bücher, die auf dem Gebiete der Geologie und Paläontologie je geschrieben worden sind, und das sicher viel dazu beitragen wird, das Interesse für diese Wissenschaften weiteren Kreisen zu vermitteln. . . . Was Bölsche mit der Feder des umfassend gebildeten, phantasievollen Schriftstellers getan hat, unternimmt der Verfasser nun auf streng wissenschaftlicher Grundlage. Was Geologie und Paläontologie an Beobachtungsmaterial geliefert haben, aus dem wir uns Bilder der Landschaft, ihrer Flora und des Tierlebens ferner Zeiten rekonstruieren können, wird hier in Einzelheiten vorgeführt, durch streng wissenschaftliche Kritik nach seinem Werte gesondert, und darauf wird nun eine Reihe von lichtvollen Bildern herausgearbeitet, die uns besser als jede trockene, rein sachliche Darstellung in die Vorwelt zurückversetzen. . . . So bilden die einzelnen Kapitel zusammenfassende Darstellungen unserer Kenntnis der wichtigsten Vorkommen von Zeugen der Vorzeit, die für den Fachmann und den gebildeten Liebhaber ernster wissenschaftlicher Ausführungen in gleicher Weise anregend und belehrend sein werden. F. X. Schaffer.

Die vorzeitlichen Säugetiere. Mit 250 Abbildungen und 2 Tabellen im Text. VII, 309 S. gr. 8° 1914 Gmk 8.50, geb. 10.50

Inhalt: Einleitung. — Die erhaltenen Überreste der fossilen Säugetiere. — Der Erhaltungszustand der vorzeitlichen Säugetierreste. — Die wichtigsten Fundorte größerer vorzeitlicher Säugetierfaunen. — Die ältesten Säugetierreste. — Die Einreihung der vorzeitlichen Säugetiere in das System der lebenden Säugetiere. — Übersicht der vorzeitlichen Säugetiere. — Aufstieg, Blüte und Niedergang der Säugetierstämme. — Sachregister.

Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. Mit einem Titelbild und 100 Abbildungen im Text. VII, 281 S. gr. 8° 1916 Gmk 8.—, geb. 10.—

Inhalt: Einleitung. — Die Lebensweise der lebenden Dibranchiaten. 1. Allgemeine Vorbemerkungen. 2. Die Bewegungsart der lebenden Dibranchiaten. 3. Die Futtertiere und Feinde der lebenden Dibranchiaten. 4. Der Aufenthaltsort der lebenden Dibranchiaten. 5. Die Körperformen der lebenden Dibranchiaten. 6. Das Einzelleben und das Leben in Schwärmen. — Die Lebensweise der fossilen Dibranchiaten. 1. Die bisherigen Hypothesen über die Lebensweise der Belemniten. 2. Die Morphologie der Rostralbildungen bei den verschiedenen Dibranchiatenstämmen. 3. Wird das Gewicht des Belemnitenrostrums durch den Gasbehälter der Phragmokons ausgeglichen? 4. Die Ermittlung der Lebensweise der fossilen Dibranchiaten 5. Die Rekonstruktion des Belemnitentieres. — Die phylogenetische Bedeutung der Armzahl der Dibranchiaten. 1. Die bisherigen Ansichten über die phylogenetische Stellung der Belemniten. 2. Bisherige Angaben über die Armzahl der fossilen Dibranchiaten. 3. Die Armzahl der Belemniten. 4. Die ontogenetische Entwicklung der Arme bei den lebenden Dibr. — Autoren- u. Sachregister.

Die Rekonstruktion des Diplodocus. Mit 5 Abbildungen im Text und 3 Tafeln. II, 60 S. Lex.-8° 1910 Gmk 2.40

Lehrbuch der Zoologie für Studierende. Von Dr. **J. B. V. Boas**, Prof. der Zoologie an der Kgl. landwirtschaftlichen Hochschule in Kopenhagen. Neunte Auflage. Mit 683 Abbildungen im Text. XI, 735 S. gr. 8° 1922 Gmk 14.—, geb. 16.—

Naturwissenschaftl. Monatshefte 1920, Heft 4/5: . . . . Die hohe Auflageziffer beweist am besten, welche Bedeutung ihm für die Ausbildung des Studierenden zukommt. Es ist unübertroffen und unentbehrlich und beansprucht seinen Platz in der Bibliothek eines jeden Naturwissenschaftlers. C. W. Schmidt.

Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Von Dr. **Ludwig Plate**, Professor der Zoologie und Direktor des phyletischen Museums an der Universität Jena. Vier Teile.

Erster Teil: **Einleitung, Cytologie, Histologie, Promorphologie, Haut, Skelette, Lokomotionsorgane, Nervensystem.** Mit 557 teilweise farbigen Abbildungen im Text. VI, 629 S. gr. 8° 1922 Gmk 9.—, geb. 11.—

Zweiter Teil: **Die Sinnesorgane der Tiere. (Einleitung. Tastorgane. Seitenorgane. Statische Organe. Gehörorgane der Wirbellosen. Statoakustischer Apparat der Wirbeltiere. Temperaturorgane. Geruchs- und Geschmacksorgane. Lichtwirkungen. Augen der Evertebraten. Übersicht über die Augen der Wirbellosen. Das Farbensehen der Tiere. Die Augen der Wirbeltiere.)** Mit 726 teilweise farbigen Abbildungen im Text. IX, 806 S. gr. 8° 1924 Gmk 22.—, geb. 24.50

Im dritten Teil sollen weitere Kapitel der vergleichenden Anatomie dargestellt werden, während der vierte zeigen wird, in welcher Weise die Systematik, die Experimental-Zoologie einschließlich der Vererbungsforschung, die Embryologie, die Tiergeographie und die Paläontologie, die Fragen der Abstammungslehre fördern und klären. Eine Erörterung der allgemeinen Probleme der Deszendenztheorie wird das ganze Werk beschließen.

Anleitung zu makroskopisch-zoologischen Übungen. Von Dr. **H. F. Nierstrasz**, Prof. a. d. Reichsuniversität zu Utrecht und Dr. **G. Chr. Hirsch**, Priv.-Doz. a. d. Reichsuniversität zu Utrecht.

Heft 1: **Wirbellose Tiere.** VII. 103 S. gr. 8° 1922 Gmk 1.50, geb. 3.—
Heft 2: **Wirbeltiere.** Mit 1 Abbild. im Text und 11 Abbild. auf 2 Tafeln. X, 124 S. gr. 8° 1924 Gmk 4.50, geb. 6.—

Dieser Führer weicht in vielen Punkten von den sonst gebräuchlichen ab. Er behandelt nur wenige Tiere, diese aber werden makroskopisch tiefer durchgearbeitet als gewöhnlich. Ferner fehlen die Abbildungen; die Aufgabe der Anleitung ist nämlich, sehen zu lehren; die Bilder sollen vom Studierenden selbst gesehen und nicht nachgezeichnet werden. So gibt dieses Buch nicht eine Beschreibung des betreffenden Tieres, sondern eine Anleitung, selbständig Bild für Bild zu entwerfen. Damit kehren die Verfasser bewußt zur alten Methode der zoologischen Arbeit zurück, weil sie die beste Grundlage gibt.

Die Lebensweise der Meerestiere. Beobachtungen über das Leben der geologisch wichtigen Tiere. Von **Joh. Walther**, ao. Prof. a. d. Univers. Jena. (Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Teil II.) V, 333 S. gr. 8° 1893 Gmk 8.50

Inhalt: 1. Die Lücken paläontologischer Überlieferung. 2. Foraminifera. 3. Radiolaria. 4. Spongia. 5. Anthozoa. 6. Crinoidea. 7. Asteriodea. 8. Echinoidea. 9. Holothuria. 10. Bryozoa. 11. Brachiopoda. 12. Mollusca. 13. Lamellibranchiata. 14. Gostropoda. 15. Die Amnioten als Leitfossilien. 16. Crustacea.

Die fossilen Tintenfische. Eine paläozoologische Monographie. Von Dr. **Adolf Naef**, Priv.-Doz. f. Zool. a. d. Univers. Zürich. Mit einem Titelbild und 101 Abbild. im Text. VII, 322 S. gr. 8° 1922 Gmk 6.50, geb. 8.50

Inhalt: Einleitung. — I. Sachliche Voraussetzungen. — II. Die Sepioidea oder Sepia-artigen Tintenfische. — III. Die Theuthoidea oder Kalmar-artigen Tintenfische. — IV. Die Belemnoidea oder Belemniten-artigen Tintenfische. — V. Die Octopoda oder Kraken-artigen Tintenfische. — Schlußwort und systematische Übersicht. — Sachregister.

Die wichtigsten Tierversteinerungen aus der Kreide des Königreiches Sachsen. Von Dr. **Karl Wanderer**, Direktorialassistent am Mineralogisch-geolog. Museum in Dresden (Zwinger). Mit 11 Abbild. im Text und 12 Taf. (mit 169 Abbild.). XXII, 81 S. Text und 12 Bl. Tafelerkl. 1909 Gmk. geb. 4.50

Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit besonderer Berücksichtigung der außereuropäischen Vorkommnisse. Von **Friedr. von Huene**, ao. Prof. in Tübingen. Mit 351 Abbild. im Text (31×23,5 cm) und 1 Atlas von 111 Taf. (35,5×27,5 cm). (= Geolog. u. paläontolog. Abhandlgn. Suppl. I.) XII, 418 S. 1907—1908 Gmk 160.—

Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. Von Prof. Dr. **Johannes Walther**, Jena. Mit 21 Abbild. im Text und 1 Taf. (Heliogravüre). (Abdruck aus „Festschrift z. 70. Geburtstag von Ernst Haeckel".) 82 S. gr. Fol. (37,5×25,5 cm) 1904 Gmk 7.—

Inhalt: Einleitung. Literatur. — 1. Die Fundorte. 2. Die Meeresfauna der Plattenkalke. 3. Die Bewohner des Festlandes. 4. Analyse der Fauna. 5. Entwicklung, Leben und Tod. 6. Die Bildung der Plattenkalke.

Vergleichende Anatomie des menschlichen Gebisses und der Zähne der Vertebraten. Von Dr. **Paul de Terra**, vorm. Zahnarzt in Zürich. Mit 200 Abbild. im Text. XIV, 451 S. gr. 8° 1911 Gmk 12.—, geb. 14.—

Grundzüge einer Stammesgeschichte der Haustiere. Von Dr. **Otto Antonius**, Priv.-Doz. a. d. Univers. u. d. Hochschule für Bodenkultur in Wien. Mit 144 Abbild. im Text. XVI, 363 S. gr. 8° 1922 Gmk 6.—, geb. 8.50

Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Von **C. Hasse**, o. ö. Prof. der Anatomie an der Universität Breslau. Mit 3 lithogr. Taf. 20 S. gr. Fol. (35,5×27,5 cm) 1883 Gmk 4.50

Inhalt: Knorpelganoiden. — Dipnoi (Protopterus, Ceratodus). — Grundzüge der allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbeltiere.

Das Aussterben diluvialer Säugetiere und die Jagd des diluvialen Menschen. Von Dr. **W. Soergel**. Mit 3 Taf. (Festschrift zur 43. allgemeinen Versammlung der deutschen anthropologischen Gesellschaft. Weimar, 4.—8. August 1912. Heft II.) 81 S. Lex. 8° 1912 Gmk 5.—

Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Von Dr. **Daniel Rosa**, Prof. der Zoologie und vergl. Anatomie an d. Univers. Modena. Im Einverständnis mit dem Verf. aus d. Italienischen übersetzt von Dr. Heinrich Bosshard, Prof. an der Kantonschule in Zürich. III, 106 S. gr. 8° 1903 Gmk 2.50

Die Säugetierontogenese in ihrer Bedeutung für die Phylogenie der Wirbeltiere. Von **A. A. W. Hubrecht**, Utrecht. Mit 186 Abbild. im Text. V, 248 S. gr. 8° 1909 Gmk 7.—

Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Von Prof. Dr. **O. Jaekel**, Berlin. Mit 18 Abbild. im Text. (Abdr. a. d. Verhandl. des V. internat. Zoologen-Kongresses zu Berlin 1901.) 60 S. gr. 8° 1902 Gmk 1.50

Paläontologie und Deszendenzlehre. Vortrag, gehalten in der allg. Sitzung der naturw. Hauptgruppe der 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Hamburg am 26. Sept. 1901 von **Ernst Koken**, Prof. d. Geologie u. Paläontologie in Tübingen. Mit 6 Abbild. im Text. 33 S. gr. 8° 1902 Gmk 1.—

Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte. Kritische Betrachtungen über das sogenannte „biogenetische Grundgesetz". Von Dr. **Adolf Naef**, Privatdozent f. Zoologie an d. Univers. Zürich. Mit 4 Abbild im Text. III, 77 S. gr. 8° 1917 Gmk 2.40

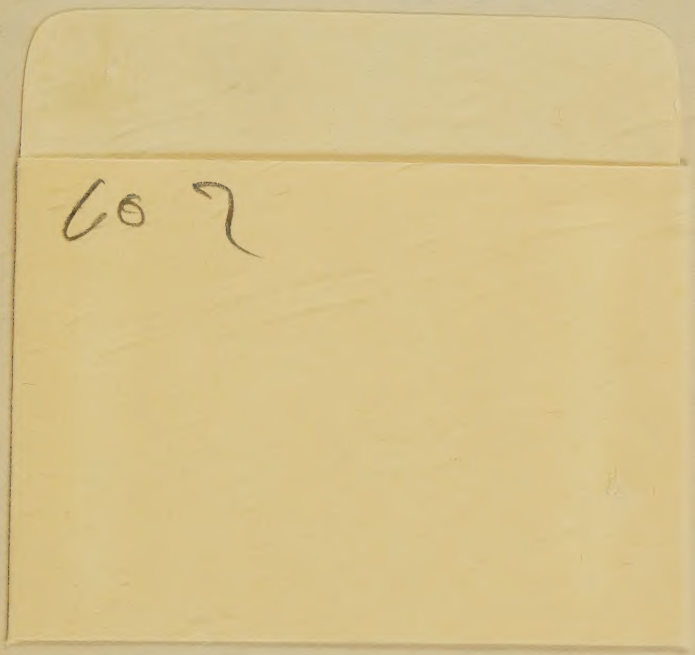
Inhalt: Einleitung. — Zur Geschichte des biogenetischen Grundgesetzes. — Über Wesen und Methodik der systematischen Morphologie. — Über Entwicklung überhaupt und die vergleichende Betrachtung von Ontogenesen der Vielzelligen im besonderen. — Über die phylogenetische Betrachtung von Ontogenesen der organischen Formbildung. — Über die Abänderung der Ontogenesen in der Stammesgeschichte. — Über die Anwendung des Gesetzes und dessen Grenzen. — Über typische Ähnlichkeiten (Analogien, Konvergenzen). — Leitsätze.

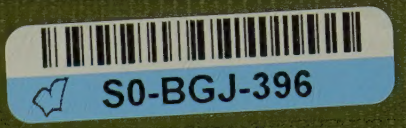
Geologische und paläontologische Abhandlungen. Band 5—10 u. 11—18. (= Neue Folge. Band 1—6 und 8—13) (= 58 Hefte).
Herausgegeben von **W. Dames** (Bd. 1—4), **E. Kayser** (Bd. 1—3), **E. Koken** (Bd. 4—11) und **J. F. Pompecki** und **Fr. Freiherr v. Huene** (von Bd. 12 ab).
Jedes Heft ist einzeln käuflich. — Verzeichnis kostenfrei.

Date Due

52181

560.2
A14




S0-BGJ-396